ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 92

12

ДЕКАБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2007

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *О. М. Бобылева, Н. И. Журавлева, Ф. Я. Петрова* и *А. К. Рудзик*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 92, № 11: 26.11.2007.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 26.11.2007. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 17.8. Уч.-изд. л. 20.7. Тираж 410 экз. Тип. зак. № 1718. С 264

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

УДК 581.1; 581.9; 582.4; 582.9

© Ю. В. Гамалей

ЭВОЛЮЦИЯ УГЛЕВОДНОГО И АЗОТНОГО ПИТАНИЯ В СЕМЕЙСТВЕ *SCROPHULARIACEAE*

Yu. V. GAMALEI. THE EVOLUTION OF CARBOHYDRATE AND NITROGENOUS NUTRITION IN *SCROPHULARIACEAE* FAMILY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: gamalei@gmail.ru
Поступила 21.05.2007

Проанализирована сопряженность типов флоэмной и ксилемной загрузки среди представителей сем. *Scrophulariaceae* и ближайших родственных таксонов. Установлено, что особые типы азотного питания — плотоядность (листовое азотное питание) и чужеядность (корневой азотный паразитизм) — связаны с продвинутыми этапами эволюции разных способов флоэмной загрузки фотосинтатоми: плотоядность венчает симпластное направление эволюции оттока ассимилятов, паразитизм — апопластное. Две линии эволюции транспортной системы и типов азотного и углеводного питания в традиционном полифилетическом семействе представлены подсемействами *Scrophularioideae* и *Rhinanthoideae*, а после его передела по материалам анализа нуклеотидных последовательностей хлДНК — самостоятельными монофилетическими семействами *Scrophulariaceae* s. str.; *Veronicaceae* и *Orobanchaceae*. Обсуждаются структурно-функциональные взаимосвязи организации транспортных коммуникаций и типов питания, последовательность становления таксонов хозяев и паразитов.
Ключевые слова: *Scrophulariaceae*, симпластные двудольные, апопластные двудольные, флоэмная загрузка, ксилемная загрузка, плотоядность, паразитизм.

Тип питания — признак ключевой для эукариотов. Он складывается из метаболизма и транспорта метаболитов, применительно к растениям — из фотосинтеза и распределения фотосинтатов. Признак широко используется в систематике, особенно животных. Предполагается, что он может работать с большой пользой и в систематике растений, которая пока была скорее структурной, чем структурно-функциональной.

Растения — автотрофные эукариоты. Могут ли эукариоты быть способны к автотрофии? Автотрофия — тип питания прокариотов. Деление на автотрофы и гетеротрофы проходит по границе раздела царств прокариотов и эукариотов. Если фотосинтез и вытекающий из него автотрофный тип питания внесены в мир растений цианобактериями, заселившими и создавшими их распределительную систему (Гамалей, 2004, 2007), противоречие между эукариотной организацией и автотрофным типом питания растений снимается. Но в этом случае следует признать, что способны к фотосинтезу и фототрофии не собственно растения, а несвободно живущие в них цианобактерии (Пиневич, Аверина, 2002; Пиневич, 2007). Последние биохимические и молекулярные исследования все более подтверждают сходства свободно живущих цианобактерий и хлоропластов растений (Osteryoung, 2000; Кулаева, Кузнецов, 2002; Пиневич, Аверина, 2002; Pyke, 2006). Если у кого-то еще и оставались сомнения относительно бактериальной природы хлоропластов,

то теперь они окончательно рассеяны результатами полного сиквенса ДНК хлоропластов и цианобактерий, продемонстрировавшего гомологичные нуклеотидные последовательности (Антонов, 2006).

Структура, преобразующая совокупность клеток в клеточную систему, — их распределительная сеть. Она проходит как пищевой тракт внутри клеток, объединяя их в растущий клеточный поток (Гамалей, 2004). При разрушении распределительной сети клеточная система возвращается в состояние суспензии клеток. Последовательность структурных преобразований в цитокинезе свидетельствует о том, что тяжи эндоплазматической сети закладываются поперек плоскости клеточного деления раньше, чем клеточные пластинки вдоль нее (Pickett-Heaps, Northcote, 1966; Gunning, Steer , 1994). Такая последовательность означает примат развития распределительной сети относительно роста клеточного потока. Распределительная сеть не поделена на клетки, наоборот, клетки сидят на ней как на питающем их стержне. Локализация пластид и митохондрий внутри распределительной сети и инициирующая роль пластид в ее формировании установлены методами электронной микроскопии (Гамалей, 1997а, б) и окончательно подтверждены методами прижизненной конфокальной и флуоресцентной микроскопии, видеофильмами в диапазоне реального времени (Kwok, Hanson, 2004; Gunning, 2005). Эту информацию нельзя назвать принципиально новой: на протяжении более чем столетней истории развития клеточной биологии не было ни одного периода без публикаций на эту тему. Данные, полученные с использованием новых технических возможностей воспроизведения прижизненной организации растительной клетки, оказались не столько новыми, сколько методически более убедительными, значительно лучше защищенными от критических замечаний скептиков.

Полярную локализацию в теле растений фотосинтезирующих и запасающих ассимиляты клеток (первых обычно не более 20 %) при одинаковом типе питания всех невозможно представить без эффективной системы их распределения. Ничего более эффективного и надежного, чем транспортный канал, проходящий внутри клеток, быть не может. Индукция фотосинтетической активности светом вызывает экспансию, а подавление темнотой — редукцию подвижного транспортного компартмента, включающего эндоплазматическую сеть, вакуоли, плазмодесмы (Kwok, Hanson, 2004). Такой же эффект вызывает удаление хлоропластов из клеток хлоренхимы в суспензионной их культуре: обновление нарушенных эндомембранных сетей и межклеточных контактов происходит только при условии сохранения в клетках хлоропластов (Newell et al., 1998). Следовательно, хлоропласты — источник формирования и межклеточной экспансии распределительной системы ассимилятов, гарант восстановления клеточных систем растений после пауз в их развитии. Подавление функционирования распределительной сети (холодом, механическими барьерами, химическими реагентами) немедленно ведет к накоплению фотосинтатов и подавлению фотосинтеза (Гамалей, Пахомова, 2000). Большинство факторов, контролирующих фотосинтез в природной обстановке, вызывает его ограничение или интенсификацию опосредованно, через влияние на состояние системы оттока фотосинтатов (Xiong et al.,1999, 2000). Примат пищевого канала в развитии клеточной системы показывает, насколько важным формообразующим процессом является система питания (фотосинтез и распределение фотосинтатов) в онто- и филогенезе растений (Гамалей, 1997а, б, 2006).

Сем. *Scrophulariaceae* является удобным объектом для анализа связей между типом питания и особенностями организации транспорта. Узловое положение системы *Scrophulariales* в подклассе *Lamiidae* и ключевую роль типа питания в ней отмечают многие исследователи (Bellini, 1907; von Wettstein, 1935; Тахтаджян,

1966; Cronquist, 1968; Цвелёв, 1981; Olmstead et al., 2001). Согласно нашим данным (Гамалей, 2004; Гамалей и др., 2005), в семействе представлены ряды чисто «симпластных» двудольных, с полным набором жизненных форм от деревьев до многолетних и однолетних трав, и «апопластных» двудольных, демонстрирующих переход к чужеядности: к полупаразитным и полностью паразитным травянистым формам. К последней группе примыкают и плотоядные двудольные из сем. *Lentibulariaceae*, включавшиеся в одно время в более широкое сем. *Scrophulariaceae.* И чужеядность, и плотоядность как способы питания базируются на определенной организации транспортной системы растений.

Распределение типов терминальной флоэмы в семействе

Двудольные растения были предметом 30-летних сравнительных исследований организации системы распределения ассимилятов, в результате которых установлена специфичность типов терминальной флоэмы и сопряженных с ними морфологических и функциональных признаков для групп семейств одинакового филогенетического возраста (Гамалей и др., 2006, 2007). Анцестральный тип распространен среди семейств prodicots, становление которых относится к позднему мелу. Симпластный тип свойствен семействам eudicots, появившимся в палеогене, апопластный — в неогене (Гамалей, 2004; Гамалей, 2007). Соответствующие группы двудольных различаются не только механизмами оттока и распределения ассимилятов, но и многими другими признаками, в частности энергетикой роста растений и их жизненными формами (Гамалей, 2004).

Сем. *Scrophulariaceae*, сформировавшееся на границе олигоцена и миоцена или в раннем миоцене (Benton, 1993), представляет собой в этом отношении особый интерес. Подавляющее большинство семейств двудольных по признакам терминальной флоэмы монотипны (84 % от общего числа изученных семейств). 14 % составляли семейства, где набор вариаций ограничивался подтипами одного типа. И только в 2 % семейств встречались группы родов, относящихся к противоположным направлениям специализации терминальной флоэмы. Одно из них — сем. *Scrophulariaceae*, в традиционном объеме относящееся к числу самых крупных и узловых в подклассе *Lamiidae.* В связи с этим оно несколько раз повторно становилось объектом сравнительных исследований терминальной флоэмы (Гамалей, Пахомова, 1983; Gamalei, 1989, 1991; Turgeon et al., 1993; Баташев, 1997; Сюткина, Гамалей, 2000; Voitsekhovskaja et al., 2006). В результате семейство оказалось одним из наиболее изученных по данному комплексу признаков (на текущий момент база данных включает ультраструктурную и биохимическую информацию по 25 родам и 76 видам). Собранный материал дает основание подвести некоторые предварительные итоги.

В табл. 1 представлено распределение изученных родов сем. *Scrophulariaceae* (в объеме: Тахтаджян, 1987) по обоим направлениям специализации терминальной флоэмы. Все симпластные роды этого семейства относятся к трибам *Verbasceae*, *Paulownieae*, *Scrophularieae*, *Gratioleae*, *Hemimerideae* (подсем. *Scrophularoideae*). Противоположная линия специализации терминальной флоэмы — апопластная — представлена родами, относящимися к трибам *Antirryineae* (подсем. *Scrophularoideae*) и *Digitaleae*, *Veroniceae*, *Buchnereae*, *Rhinantheae* (подсем. *Rhinanthoideae*).

Промежуточную и, по-видимому, менее специализированную группу составляют изученные представители родов *Bartsia*, *Castilleja*, *Pedicularis*. Они относятся

ТАБЛИЦА 1

Распределение типов терминальной флоэмы по трибам сем. *Scrophulariaceae* в традиционном его объеме (Тахтаджян, 1987)

Тип 1 (симпластный синдром)	Тип 2 (апопластный синдром)
Подсем. ***Scrophularioideae***	
Verbascaea	***Antirrhinaea***
Verbascum (4)	*Antirrhinum* (1)
Paulownieae	*Asarina* (2)
Paulownia (1)	*Cymbalaria* (1)
Scrophularieae	*Linaria* (2)
Nemesia (2)	***Veroniceae***
Nicodemia (1)	*Lagotis* (3)
Scrophularia (3)	*Tetranema* (1)
Gratioleae	*Veronica* (15)
Gratiola (4)	
Mimulus (1)	
Hemimerideae	
Alonsoa (2)	
Подсем. ***Rhinanthoideae***	
	Digitaleae
	Digitalis (1)
	Spirostegia (1)
	Buchnereae
	Gerardia
	Melasma
	Alectra
	Buchnera
	Striga
	Harveya
	Hyobanche
	Rhinantheae
	Bartsia (1)
	Castilleja (3)
	Cymbaria (1)
	Euphrasia (4)
	Lathraea
	Melampyrum (5)
	Odontites (2)
	Pedicularis (13)
	Rhinanthus (2)

Примечание. В скобках указано число видов рода, исследованных методами ТЭМ для выяснения структуры терминальной флоэмы и ее типологии.

к трибе Rhinantheae, в которой доминируют апопластные виды с отчетливыми тестовыми признаками (табл. 1, тип 2). Но по структуре терминальных пучков у этой группы видов много сходства с симпластными видами (табл. 1, тип 1). Среди признаков их терминальной флоэмы нет таких, которые были бы свойственны продвинутому симпластному или апопластному синдрому: обширных плазмодесменных полей или типичных лабиринтов клеточной стенки в спутниках. Степень развития пластид в этих клетках также промежуточная. Их развитие нельзя определить ни

как полностью подавленное, ни как полностью реализованное в хлоропластном направлении. Является ли эта группа видов исходной для филогении семейства или просто промежуточной, не в связи с филогенией, по структурным признакам оценить не удается.

Внутри изученных родов типологическое варьирование не было найдено. В качестве исключения может быть отмечен род *Veronica*. Среди 15 исследованных видов обнаружен тренд от промежуточного варианта с невнятными признаками апопластного синдрома (*V. angustifolia*, *V. incana*, *V. longifolia*, *V. pinnata*, *V. sibirica*, *V. spicata*, *V. spuria*) к более специализированному его варианту (*V. annagalis-aquatica*, *V. chamaedrys*, *V. fruticans*, *V. gentianoides*, *V. serpillifolia*). Этот род — один из немногих, дававших повод для размышлений на тему видовой специфики обсуждаемого комплекса признаков. В нем, в случае расширения круга объектов, вероятно, может быть реконструирована последовательность этапов становления апопластного синдрома у представителей этого рода. Аналогичный, но менее широкий по разнообразию признаков ряд найден в роде *Plantago* (от *P. arborescens*, *P. spathulata*, *P. major* к *P. lagopus*, *P. psyllium*), довольно близком к роду *Veronica*, но относимому обычно к самостоятельному сем. *Plantaginaceae* (Тахтаджян, 1987). Остальные изученные роды были более монотипными на материале видов и их экологических рас.

В свете применения нового комплексного подхода с привлечением молекулярных методов филогении и некоторой ревизии представлений о системе *Scrophulariaceae* (Olmstead et al., 2001) интересно повторить анализ таксономической специфичности типов терминальной флоэмы для вновь выделенных таксонов ранга монофилетических семейств (табл. 2). Все симпластные виды этого большого семейства оказались собранными в двух монофилетических семействах: *Scrophulariaceae* s. str. и *Paulowniaceae* (табл. 2, левый столбец). Различия между ними существенные: *Paulownia tomentosa* Steud. — крупное дерево тропического происхождения, каковыми является большинство симпластных растений; среди видов собственно *Scrophulariaceae* древесные растения тоже есть, но большая часть из них — многолетние травы. Все исследованные представители двух других семейств — *Veronicaceae* и *Orobanchaceae* — апопластные травы (табл. 2, правый столбец), многие — очень продвинутые. После перераспределения изученных нами таксонов по новой системе монофилетических семейств ни в одном из них

ТАБЛИЦА 2

Распределение типов терминальной флоэмы в монофилетических семействах, выделенных в результате раздела полифилетического сем. *Scrophulariaceae* (Olmstead et al., 2001)

Тип 1 (симпластный синдром)	Тип 2 (апопластный синдром)
Сем. ***Paulowniaceae***	Сем. ***Veronicaceae*** (Scroph 2 =)
Paulownia (1)	*Antirrhinum* (1)
	Asarina (2)
Сем. ***Scrophulariaceae*** (Scroph 1 =)	*Cymbalaria* (1)
Alonsoa (2)	*Digitalis* (1)
Buddleja (4)	*Gratiola* (4)
Mimulus (1)	*Lagotis* (3)
Nemesia (2)	*Linaria* (2)
Nicodemia (1)	*Maurandya* (1)
Scrophularia (3)	*Plantago* (5)
Verbascum (4)	*Tetranema* (1)
	Veronica (15)

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Тип 1 (симпластный синдром)	Тип 2 (апопластный синдром)
	Сем. ***Orobanchaceae***
	Alectra
	Bartsia (1)
	Buchnera
	Castilleja (3)
	Cycnium
	Cymbaria (1)
	Euphrasia (4)
	Harveya
	Hyobanche
	Lathraea
	Melampyrum (5)
	Melasma
	Odontites (2)
	Orobanche
	Pedicularis (13)
	Rhinanthus (2)
	Sopubia
	Striga
	Tozzia

Примечание. Исследованные роды и виды из той же базы данных, что в табл. 1.

нет разнообразия типов терминальной флоэмы (табл. 2). Наоборот, каждое из них представлено только одним, специфичным для него типом. Публиковавшиеся нами ранее материалы также свидетельствовали в пользу тезиса специфичности типов терминальной флоэмы для таксонов ранга семейств (Гамалей и др., 2005).

Использованные ранее в качестве модельных объектов для экспериментального анализа различий симпластных и апопластных представителей традиционного сем. *Scrophulariaceae* — *Alonsoa meridionales* O. Kuntze и *Asarina barclaiana* Pennell (Knop et al., 2001; Voitsekhovskaja, 2002; Voitsekhovskaja et al., 2006) — в итоге раздела оказались представителями разных семейств: *Scrophulariaceae* s. str. и *Veronicaceae* соответственно. Это нисколько не умаляет ценность результатов полученных в ходе сравнительных и экспериментальных исследований этой пары видов, но показывает, что они, по-видимому, не могут использоваться в качестве иллюстрации диапазона структурных и биохимических различий терминальной флоэмы в пределах одного семейства. То же самое относится и к более ранним сравнительным ультраструктурным и биохимическим данным на материале видов традиционного сем. *Scrophulariaceae* (Gamalei, 1991; Turgeon et al., 1993; Баташев, 1997).

Распространение паразитизма и его варианты в семействе *Scrophulariaceae*

Симпластная группа видов, входящих в состав сем. *Scrophulariaceae*, не содержит паразитных форм. Некоторые сомнения остаются в отношении видов *Bartsia*, *Castilleja*, *Pedicularis*, относимых к паразитным (Olmstead et al., 2001), но имеющих отдельные структурные признаки, сближающие их с симпластной группой (Gama-

lei, 1991). Дополнительная проверка может быть сделана с помощью биохимического анализа флоэмного экссудата: отсутствие в нем олигосахаридов рафинозного ряда исключило бы версию сходства видов этих родов с группой симпластных норичниковых. Этот тест, проверенный и зарекомендовавший себя надежным на других видах семейства (Turgeon et al., 1993; Voitsekhovskaja et al., 2000, 2006), для этой группы родов пока не использован.

Две группы апопластных видов сем. *Scrophulariaceae* (табл. 1, 2) различаются между собой тем, что среди представителей первой нет паразитных растений, во второй — наоборот, большинство частичные или полные паразиты. Одни монографы описывают эти группы в ранге подсемейств (табл. 1), другие — в ранге самостоятельных монофилетических семейств (табл. 2). В конце концов это может быть не так уж и принципиально, если бы не существенные перераспределения в составе триб, которые, видимо, надо обсуждать и вносить соответствующие коррективы. Согласно более новой системе, учитывающей данные молекулярной филогении (Olmstead et al., 2001), трибы *Digitaleae* и *Veroniceae* в полном составе перемещены в первую группу, обозначенную как самостоятельное сем. *Veronicaceae* (табл. 2, правый столбец). После этого во второй группе, обозначенной авторами как расширенное сем. *Orobanchaceae*, остаются только полупаразитные и паразитные виды.

Различие между полупаразитными и полностью паразитными видами заключается в том, что полупаразитные виды имеют собственный фотосинтетический аппарат и самостоятельную систему распределения ассимилятов, они перехватывают у растения-хозяина только ксилемный транспортный поток, подсоединяясь гаусториями к трахеидам и сосудам ксилемы. Полностью паразитные растения не имеют зеленых листьев, фотосинтетического аппарата и флоэмы. Они находятся на полном иждивении у растения-хозяина, используя оба его транспортных потока (ксилемный и флоэмный) для собственного развития. Деление семейства по типам терминальной флоэмы (организация флоэмного транспорта) и типам водно-минерального питания (организация ксилемного транспорта) дает сопоставимый результат (табл. 1, 2). Следовательно, возможно заключение, что эти признаки скоординированы, т. е. взаимозависимы. Природа этой зависимости заслуживает исследования и обсуждения.

Анализ конкретных вариантов чужеядности склоняет к заключению, что пары хозяин—паразит складываются по принципу сходства организации флоэмного транспорта и состава флоэмного экссудата: симпластный хозяин—симпластный паразит либо апопластный хозяин—апопластный паразит; в обоих случаях паразит более продвинут в данном направлении специализации, чем хозяин (табл. 3). Возможно, исключения появятся, информация для анализа в распоряжении автора была все-таки ограниченной (Терёхин, Никитичева, 1981; Цвелёв, 1981; Visser, 1981). Но есть вполне убедительное объяснение эволюционного происхождения этого принципа. В эпоху становления симпластных двудольных (палеоген, 65—23 Ма) апопластных двудольных попросту еще не было, их коэволюция с первыми была невозможна (Гамалей и др., 2007). К моменту появления и экспансии апопластной группы двудольных (неоген, <23 Ма) эпоха становления симпластных таксонов уже закончилась, новых не возникало. Группы симпластных и апопластных таксонов в период становления были разведены не только по времени, но и пространственно. Они принадлежат к разным биомам: симпластные двудольные доминируют во влажных тропических лесах, апопластные — в лугово-степных и пустынных сообществах с достаточно выраженным водным дефицитом (Гамалей, 2004).

Среди симпластных двудольных и соответствующих им жизненных форм полупаразитизм возможен во взаимоотношениях лиан и их опор (Vickery, 1984; Kazda,

ТАБЛИЦА 3

Специфичность паразитизма в семействах *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae*

Семейства и роды паразитных растений	Семейства, на представителях которых отмечен паразитизм	Источники данных	Эволюционные ряды типов терминальной флоэмы хозяев*
Scrophulariaceae			
Alectra	*Asteraceae*, *Fabaceae*	Visser, 1981	2B
Bartsia	*Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Dipsacaceae*, *Fabaceae*, *Scrophulariaceae*, *Solanaceae*	То же	2A-2B
Buchnera	*Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Dipsacaceae*, *Fabaceae*, *Scrophulariaceae*	» »	2A-2B
Cyhnium	*Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Dipsacaceae*, *Fabaceae*, *Scrophulariaceae*, *Valerianaceae*	» »	2A-2B
Harveya	*Asteraceae*, *Fabaceae*, *Boraginaceae*, *Solanaceae*	» »	2A-2B
Hyobanche	*Asteraceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Fabaceae*	» »	2A-2B
Striga	*Euphorbiaceae*, *Fabaceae*, *Poaceae*, *Solanaceae*	» »	0-2B
Orobanchaceae			
Boschniakia	*Betulaceae*	Терёхин, Никитичева, 1981	0
Cistanche	*Asteraceae*, *Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Fabaceae*, *Plumbaginaceae*, *Polygonaceae*	То же	2A-2B
Epifagus	*Fagaceae*	» »	0
Gleadovia	*Rosaceae*	» »	0
Kopsiopsis	*Ericaceae*	» »	0
Mannagettaea	*Fabaceae*	» »	2B
Orobanche	*Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Cistaceae*, *Crassulaceae*, *Dipsacaceae*, *Ericaceae*, *Fabaceae*, *Gentianaceae*, *Geraniaceae*, *Rubiaceae*, *Solanaceae*, *Scrophulariaceae*, *Valerianaceae*	» »	0-2B
Xylanche	*Ericaceae*	» »	0

Примечание. * Типы терминальной флоэмы хозяев: 0 — анцестральный, 2А — апопластный примитивный, 2В — апопластный продвинутый (см.: Гамалей, 2004).

Salzer, 2000). Использование одних растений другими в качестве опор обычно не рассматривается как вариант паразитизма, но эти отношения могут отягощаться чужеядностью в форме перехвата ксилемных потоков. Вариант симпластного распределения ассимилятов, видимо, не исключает возможности чужеродного ксилемного питания, по крайней мере на стебле (Vickery, 1984). Полный паразитизм в этих взаимоотношениях не встречается. И понятно почему: адаптивная специализация жизненной формы лиан и эпифитов — перехват светового потока за счет положения или более высокой скорости роста в ущерб механическим функциям, без собственного фотосинтетического аппарата она лишена смысла. Но вышеуказанная общая тенденция эволюционных отношений в паре хозяин—паразит выпол-

няется и на этой модели отношений: лианы распространены в более продвинутых группах симпластных двудольных, чем растения-опоры, они не могли возникнуть раньше опор. В сем. *Scrophulariaceae* эта форма паразитизма не распространена, их симпластная группа представлена главным образом многолетними травами (табл. 1).

Среди апопластных норичниковых паразитизм, и частичный и полный, чаще корневой, чем стеблевой, очень распространен (табл. 1, 2). Многие из них относятся к голопаразитам, не способным к самостоятельному развитию. Вариант полупаразитизма структурно организован значительно проще, чем собственно паразитизма, поэтому он возник, вероятно, раньше. Перехват гаусториями ксилемного потока обычно локализован в корнях, но зона контакта строго не определена. Захват обоих потоков, ксилемного и флоэмного, при полном паразитизме невозможен вне зоны разгрузки флоэмы. Эта задача значительно более сложная, требующая более высокой специализации паразитных форм. Развитие форм чужеядности в апопластной группе таксонов сем. *Scrophulariaceae* — прекрасный пример эволюционного усложнения паразитических отношений. Представители ринантоидных и оробанховых легко выстраиваются в эволюционный ряд, иллюстрирующий большое разнообразие форм частичного и полного паразитизма (Цвелёв, 1981; Терёхин, Никитичева, 1981; Visser, 1981). Все они подтверждают описанное выше универсальное правило сложения пар хозяин—паразит (табл. 3). По типу флоэмной загрузки оба относятся к одному типу (апопластному), специализация групп паразитных видов выше, а филогенетический возраст моложе.

Предпосылки плотоядности и тенденции их реализации

Сем. *Lentibulariaceae*, объединяющее 2 рода плотоядных растений (*Pinguicula*, *Urticularia*), включается в систему *Scrophulariales*. Их близкая родственность с сем. *Scrophulariaceae* отмечается всеми систематиками, в том числе и теми, кто привлекает данные анализа нуклеотидных последовательностей хлДНК (Olmstead et al., 2001). Судя по признакам терминальной флоэмы, плотоядные растения связаны родственными отношениями скорее с симпластной группой *Scrophulariaceae* s. str. Они, скорее всего, стоят в конце симпластного ряда ламиидов (Müller et al., 2004, 2006), так же как группа чужеядных растений сем. *Orobanchaceae* завершает их апопластный ряд.

В эволюции плотоядного синдрома принято выделять два этапа (Müller et al., 2004). Первый связан с формированием железок и их секреторной активности. Выделение на поверхность листа клейкой жидкости, содержащей наряду с сахарами и многими другими соединениями гидролитические ферменты, свойственно представителям многих симпластных семейств в подклассе *Lamiidae* (Juniper et al., 1989; Spomer, 1999). Симпластные растения не могут выделять вакуолярные метаболиты в апопласт. Регуляция давления в вакуоме требует формирования структур клапанного типа, защищающих симпласт от избыточного давления. На этом этапе железки кроме регуляторной роли могли выполнять и функцию защиты от насекомых, но не посредством их поедания (Müller et al., 2004). Секреторная активность железок в этих семействах вовсе не предполагает обязательной плотоядности. Вторым этапом эволюции, инициировавшем становление плотоядности конкретно в сем. *Lentibulariaceae*, стало обитание в условиях постоянного азотного дефицита. Плотоядность на этом этапе развивалась как компенсаторная реакция на азотную недостаточность корневого питания.

ТАБЛИЦА 4

Согласованность направлений эволюции терминальной флоэмы и ксилемы в семействах порядка *Scrophulariales*

Организация терминальной флоэмы и ксилемы	Симпластное направление	Апопластное направление
Базовый тип терминальной флоэмы	Симпластный синдром	Апопластный синдром
Источники азотного питания	Плотоядность листьев	Корневой паразитизм

Характерные признаки видов этого семейства: 1) наличие секреторных железок, выделяющих на поверхность гидролитические ферменты, расщепляющие белковую пищу; 2) поглощение образовавшихся азотистых веществ с вовлечением их в обменные процессы. Первое явление составляет специфику многих групп растений в подклассе *Lamiidae* и особенно порядке *Scrophulariales*. Начальные этапы эволюции в этом направлении отмечены в ряде групп растений, отнесенных к прото-плотоядным (Spomer, 1999). Однако они могут и не быть ни предшественниками, ни родственниками настоящих плотоядных, у которых эволюция дошла до азотного питания с поверхности листа (Müller et al., 2004, 2006). Приспособление, возникшее как регуляторное в широком кругу симпластных растений, в узком их кругу стало еще и трофическим, приобретя принципиально новый смысл. Первый этап эволюции в этом направлении был связан с регуляцией флоэмного транспорта, второй — ксилемного (табл. 4).

Природа плотоядности и чужеядности

Явления плотоядности и чужеядности в сем. *Scrophulariaceae*, скорее всего, имеют общую природу (табл. 4). Азотное обеспечение чрезвычайно важно для функционирования проводящей системы и нормального питания растений. Место поступления азотистых соединений в нее практически не имеет значения. Это со всей очевидностью продемонстрировано на примере одинаковой эффективности азотной подкормки сельскохозяйственных растений по корню и по листу. Представление об особой плотоядности этой небольшой группы растений, пожалуй, все-таки преувеличено. Этот тип питания только компенсирует недостаточность нормального корневого азотного питания, которое у других групп сосудистых растений по своей природе не менее «плотоядно». Оно также включает этапы разложения белковой органики и последующего поглощения растворов, с той лишь разницей, что это происходит не на поверхности листа или в ловчих кувшинах, а в корне, в непосредственном контакте с почвой. Если нормальное азотное питание не обеспечивается корневой системой, в качестве альтернативного источника азотного питания могут выступать листья этого же растения (плотоядность) или корни другого (паразитизм).

Недостаточность азотного питания в корне может быть легко распознана по редукции корневой системы. Именно это и характерно для плотоядных и чужеядных представителей семейств *Lentibulariaceae, Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae*. Роль специфики флоэмного транспорта в становлении этих явлений оказалась тоже важной, детерминирующей адаптивный путь: плотоядность стала альтернативным источником азота и эволюционным ответом на его дефицит симпластных растений, паразитизм — апопластных (табл. 4). И то и другое явление были подготовлены предшествующей эволюцией флоэмного транспорта в этих группах дву-

дольных (табл. 1, 2). Представители соответствующих семейств заключают их эволюционные ряды (Цвелёв, 2000; Olmstead et al., 2001; Müller et al., 2004, 2006; Гамалей и др., 2007).

Место признаков питания и транспорта в эволюции семейства *Scrophulariaceae*

Анализируя только структурные признаки транспортной системы растений, трудно избавиться от ощущения возможной предвзятости и неполной готовности к их объективной оценке. Исследователь не застрахован от недооценки или переоценки значения признаков. Но существуют естественные объективные эксперты, которые от ошибок застрахованы длительным опытом приспособительной коэволюции. К ним относятся насекомые, питающиеся флоэмным экссудатом, и растения-паразиты, использующие для нужд собственного развития чужеродный ксилемный экссудат. Материалы их специфичности для групп двудольных свидетельствуют о четкой согласованности специфики структуры и функционирования проводящей системы с особенностями физиологии питания.

Использование метода стилотомии в физиологических исследованиях флоэмы потребовало экспериментальной пересадки тлей, питающихся флоэмным экссудатом, с одних растений на другие (Peel, 1975; Fisher, Cash-Clark, 2000). В ходе этих экспериментов выяснилось, что тли очень чувствительны к малейшим изменениям состава флоэмного экссудата. Они не способны адаптироваться к смене рациона, когда источниками экссудата становятся растения, имеющие принципиально иной его состав. Энтомологи считают, что по этой причине разнообразие видов тлей близко к разнообразию кормящих их видов растений. Пищевой рацион тлей, их реакции на его изменения легко использовать для оценки степени различий экссудатов анцестральных, симпластных, апопластных групп двудольных наряду с прямыми биохимическими методами определения состава экссудатов. Результаты этого направления исследований подтвердили, что разной организации терминальной флоэмы и разным механизмам ее загрузки соответствует определенная специфика питательных растворов, транспортируемых по флоэме (Гамалей, 1984, 2004; Voitsekhovskaja et al., 2000). Специфичность состава ксилемного и флоэмного экссудатов становится препятствием для вегетативной гибридизации растений, относящихся к разным эволюционным группам двудольных («несовместимость тканей»: Tiedemann, 1989; Kollmann, Glockmann, 1990). Она же — причина узкой таксономической специфичности питающихся их флоэмным экссудатом насекомых (Fisher, Cash-Clark, 2000).

Выяснение круга растений, используемых в качестве хозяев растениями-паразитами, также привело к заключению о высокой степени специфичности состава ксилемного экссудата у двудольных, относящихся к удаленным друг от друга филогенетическим их группам. Трофически совместимые пары хозяин—паразит (табл. 3) возникали в процессе коэволюции из числа таксонов, имеющих одинаковый филогенетический возраст и, видимо, сходную организацию транспортной системы, допускающую образование эффективных контактов для перераспределения совместимых экссудатов. Мало того что пары складываются только из числа двудольных, относящихся к одной экологической и возрастной группе, внутри нее паразитарный таксон всегда более эволюционно продвинут. Таким образом, возможности паразитирования и для растений, и для насекомых значительным образом ограничиваются эволюционной подвижностью состава экссудатов ксилемы

и флоэмы. Рамки специфичности партнеров вследствие этого сравнительно узки (табл. 3). Природа этой специфичности более понятна и объяснима в терминах физиологии питания.

В традиционном по объему сем. *Scrophulariaceae* очевидны две дивергентные линии эволюции флоэмы и ксилемы. Их расхождение проявляется не только в структуре и функционировании проводящих тканей, но в биохимическом составе транспортируемых экссудатов (Turgeon et al., 1993; Voitsekhovskaja et al., 2006). Специфичность этих групп растений в той сфере, которая именуется физиологией питания, полностью объясняет отсутствие общих для этих линий эволюции паразитических групп растений и насекомых. Эти аргументы и многие другие, известные специалистам-монографам, подтверждают предположение о филогенетической разновозрастности их представителей и полифилетической природе этого семейства в целом.

Попытки его раздела на монофилетические семейства или подсемейства предпринимались многократно (Bentham, 1846, 1876; von Wettstein, 1891; Bellini, 1907; Тахтаджян, 1966; Cronquist, 1968; Цвелёв, 2000, и многие другие). Последний опыт расчленения связан с внедрением в систематику методов молекулярной биологии (анализа нуклеотидных последовательностей хлДНК) и разработкой компьютерных программ кладистического анализа (Olmstead et al., 2001). Большой объем новой информации, полученной методами молекулярной филогении, в сочетании с тщательным анализом прежних морфологических и анатомических данных позволяет относиться с доверием к произведенной авторами ревизии семейства. По результатам этой работы из полифилетического сем. *Scrophulariaceae* выделено 5 монофилетических: *Scrophulariaceae*, *Veronicaceae*, *Orobanchaceae*, *Paulowniaceae*, *Calceolariaceae*. 3 первые, наиболее крупные и интересные с точки зрения распределения типов терминальной флоэмы (табл. 2), выделялись и ранее под разными наименованиями и с небольшими различиями в деталях. Один из первых монографов *Scrophulariaceae* G. Bentham выделил 3 соответствующих подсемейства: *Pseudosolaneae*, *Anterrhinoideae* и *Rhinanthoideae* (Bentham, 1846, 1876). В последующем *Pseudosolaneae* трактовалось практически как = *Scrophulariaceae* s. str., *Anterrhinoideae* = *Veronicaceae*, *Rhinanthoideae* = *Orobanchaceae* = *Pediculariaceae*. В системе Olmstead et al. (2001) они определены как 3 самостоятельных семейства: *Scrophulariaceae*, *Veronicaceae* и *Orobanchaceae*. Их деление на трибы в этой работе почти полностью соответствует предложенному в свое время von Wettstein (1891). В сем. *Scrophulariaceae* s. str. включены трибы *Aptosimeae*, *Hemimerideae*, *Leucophylleae*, *Manuleae*, *Selagineae*, *Verbasceae*, сюда же отнесены роды, составлявшие ранее самостоятельные семейства *Buddlejaceae* и *Myoporacea*. Сем. *Veronicaceae* представлено трибами *Angelonieae*, *Antirrhineae*, *Cheloneae*, *Digitaleae*, *Gratioleae*, *Veroniceae*, их список дополнен родами семейств *Callitrichaceae*, *Globulariaceae*, *Hippuridaceae*, *Plantaginaceae*. В состав расширенного сем. *Orobanchaceae* включены трибы *Buchnereae*, *Rhinantheae* и в полном объеме прежнее сем. *Orobanchaceae*. Сем. *Stilbaceae* расширено включением рода *Halleria*. Триба *Calceolarieae* выделена в самостоятельное сем. *Calceolariaceae*.

Проведенный повторный анализ типологической базы данных для совокупности таксонов, входивших в полифилетическое сем. *Scrophulariaceae* (табл. 1), привел к ожидаемому результату: после его раздела на монофилетические семейства трибы и роды перераспределились таким образом, что в каждом из семейств сохранился только один доминирующий тип терминальной флоэмы (табл. 2). Таким образом, подтверждена точка зрения, ранее высказанная в виде предположения: *для монофилетических семейств тип терминальной флоэмы специфичен* (Гама-

лей, 1988, 2004). 2 монофилетических семейства оказались представлены исключительно симпластными растениями (*Scrophulariaceae* и *Paulowniaceae*), 2 других (*Veronicaceae* и *Orobanchaceae*) — только апопластными. Если аналогичный результат будет получен для еще одного полифилетического в этом подклассе сем. *Rubiaceae*, где также ранее было найдено разнообразие типов терминальной флоэмы (Гамалей, 1988; Gamalei, 1991; Баташев, 1997), можно будет заключить, что положение о специфичности типов терминальной флоэмы для таксонов ранга семейств справедливо без исключений. По-видимому, это фундаментальная структурная характеристика для семейств. Наличие нескольких типов в пределах семейства в дальнейшем, вероятно, можно будет использовать как тест на полифилетичность семейства и целесообразность его расчленения. Одновременно это показатель неплохой согласованности молекулярной структуры ДНК и комплекса признаков структуры проводящих тканей, а значит, и реальной перспективы использования их сочетания при решении задач систематики и филогении (Turgeon et al., 2001; Olmstead et al., 2001; Müller et al., 2004, 2006).

Вновь выделенные из традиционного *Scrophulariaceae* группы монофилетических семейств (табл. 2) оказались попарно близкими между собой не только по признакам терминальной флоэмы и данным нуклеотидного анализа. Судя по построенным на основании кладистического анализа многих признаков филогенетическим «деревьям» (Olmstead et al., 2001), монофилетические семейства с доминированием симпластных или апопластных видов имеют более близкие родственные связи с гомологичными им по типу терминальной флоэмы и нуклеотидным последовательностям ДНК семействами. Родственный круг семейств для *Paulowniaceae* и *Scrophulariaceae* — *Bignoniaceae*, *Pedaliaceae*, *Acanthaceae*, *Verbenaceae*, *Lamiaceae*, *Myoporaceae*; для *Veronicaceae* и *Orobanchaceae* — *Plantaginaceae*, *Globulariaceae*, *Selaginaceae*, *Lentibulariaceae* (Olmstead et al., 2001). Первый круг составлен практически целиком симпластными семействами, второй — только апопластными (Гамалей, 1988, 2004; Гамалей и др., 2005). Справедливости ради стоит отметить, что такое впечатление складывалось уже на материале первых публикаций результатов сравнительных исследований терминальной флоэмы у древесных и травянистых двудольных (Pate, Gunning, 1969; Gunning, Pate, 1974; Гамалей, 1974, 1985). Ощущение фундаментальности и таксономической специфичности высокого уровня по комплексу признаков проводящих тканей было и нашло отражение в том, что обе группы исследователей уже тогда, рассматривая вопрос о встречаемости «transfer cells» (Pate, Gunning, 1969; Gunning, Pate, 1974) и «intermediary cells» (Гамалей, 1974; Гамалей, Пахомова, 1983), публиковали списки семейств, а не таксонов более низкого ранга.

Столь высокий ранг специфичности терминальной флоэмы и ксилемы свидетельствует о том, что данная группа признаков относится к числу рано сформированных, и следовательно, к числу достаточно фундаментальных и информативных среди анатомических признаков. Ее значение еще предстоит осмыслить и оценить, но уже сейчас очевидно, что время становления комплекса признаков терминальной флоэмы соответствует возрасту тех групп семейств и тех типов растительности, в которых он представлен. Процесс становления группы симпластных двудольных растянут во времени на несколько десятков миллионов лет, он продолжался практически весь палеоген. Гигантский всплеск разнообразия тропических видов и форм, приуроченный к эоцену, свидетельствует о том, что наиболее правдоподобной его причиной является климатический оптимум, соответствующий этому времени. Формирование таксонов, характеризующихся симпластным комплексом признаков, продолжалось еще некоторое время и после его завершения,

в олигоцене. Большая инерционность процессов эволюции логически вполне объяснима.

Судя по списку семейств двудольных, в которых распространен апопластный синдром, и по доминированию среди жизненных форм их представителей многолетних трав, свойственных луговой и степной растительности, вся группа апопластных двудольных представляется значительно более молодой, чем симпластные и тем более анцестральные двудольные (Гамалей, 2004; Гамалей и др., 2005, 2007). Им не более 20 млн лет. Появление апопластного синдрома и соответствующих ему семейств и растительных формаций, безусловно, было связано с изменениями климата планеты в это время, с его общим и регионально дифференцированным похолоданием и иссушением в олигоцене и миоцене. Применительно к рассматриваемой группе таксонов это означает, что сем. *Scrophulariaceae* s. str. старше, чем семейства *Veronicaceae* и *Orobanchaceae*. Их выделение и возведение в ранг самостоятельных семейств кажется не только обоснованным данными кладистического анализа нуклеотидных последовательностей хлДНК (Olmstead et al., 2001), но и вполне логичным по смыслу, учитывающим разницу возраста таксонов (Гамалей и др., 2007). Возникновение разных форм паразитизма среди апопластных представителей семейства — событие еще менее удаленное. Им, вероятно, не более 5 млн лет. Паразитные формы могли появиться только позже хозяев, возраст которых оценивается в диапазоне 5—20 млн лет. Группа апопластных таксонов этого семейства молода и продвинута, ее становление связано с экспансией лугово-степной растительности и саванн в конце олигоцена—миоцене. Абсолютные датировки будут уточняться в связи с новыми палеоботаническими находками, но их последовательность едва ли изменится по той же причине: паразитарные формы появлялись как следствие усиления специализации структур и функций и, конечно, только после форм, на которых они паразитируют.

Благодарности

Автор выражает признательность Р. В. Камелину, Н. Н. Цвелёву и многим другим флористам и систематикам, с которыми его свела полевая работа и которые помогали ему в процессе сбора материалов для исследований и их аналитической обработки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонов А. С. Геносистематика растений. М., 2006. 293 с.

Баташев Д. Р. Сравнительная анатомия терминальной флоэмы листа в подклассах *Lamiidae* и *Asteridae*: Автореф. канд. дис. СПб., 1997. 20 с.

Гамалей Ю. В. Симпластические связи в мелких жилках листа *Fraxinus* (к вопросу о транспорте сахаров в листе) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 7. С. 980—987.

Гамалей Ю. В. Структура мелких жилок листа и транспортные формы сахаров // Докл. АН СССР. 1984. Т. 277. № 6. С. 1513—1516.

Гамалей Ю. В. Особенности загрузки флоэмы у деревьев и трав // Физиология растений. 1985. Т. 32. № 5. С. 866—875.

Гамалей Ю. В. Таксономическое распределение типов мелких жилок листа // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1662—1672.

Гамалей Ю. В. Происхождение и локализация органелл растений // Физиология растений. 1997а. Т. 44. № 1. С. 115—137.

Гамалей Ю. В. Надклеточная организация растений // Физиология растений. 1997б. Т. 44. № 6. С. 819—846.

Гамалей Ю. В. Транспортная система сосудистых растений. СПб., 2004. 421 с.

Гамалей Ю. В. Вакуом растений // Усп. совр. биол. 2006. Т. 126. № 4. С. 348—366.
Гамалей Ю. В. Роль тонопласта клеток мезофилла в определении русла загрузки флоэмы. К 30-летию исследований загрузки флоэмы // Физиология растений. 2007. Т. 54. № 1. С. 5—14.
Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. Мелкие жилки листа двудольных. II. Таксономическое распределение основных типов // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 4. С. 428—440.
Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. Динамика транспорта и запасания углеводов в листьях растений с симпластной и апопластной загрузкой флоэмы в норме и при экспериментальных воздействиях // Физиология растений. 2000. Т. 47. № 1. С. 120—141.
Гамалей Ю. В., Пахомова М. В., Баташев Д. Р. и др. Симпластные и апопластные двудольные // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 10. С. 1473—1485.
Гамалей Ю. В., Пахомова М. В., Шереметьев С. Н. Двудольные мела, палеогена и неогена. Адаптогенез терминальной флоэмы // Журн. общей биол. 2007. Т. 68 (в печати).
Кулаева О. Н., Кузнецов В. В. Новейшие достижения и перспективы в области изучения цитокининов // Физиология растений. 2002. Т. 49. № 1. С. 105—112.
Пиневич А. В. Микробиология. Биология прокариотов. СПб., 2007. Т. 2. 330 с.
Пиневич А. В., Аверина С. Г. Оксигенная фототрофия. СПб., 2002. 250 с.
Сюткина А. В., Гамалей Ю. В. Структурно-функциональные особенности растений Арктики: широтное распределение видов по типам терминальной флоэмы // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 2. С. 54—69.
Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 611 с.
Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
Терехин Э. С., Никитичева З. И. Семейство *Orobanchaceae*. Л., 1981. 228 с.
Цвелёв Н. Н. Семейство *Orobanchaceae* // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 317—336.
Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России. СПб., 2000. С. 780.
Bellini R. Criter per una nuova clessificatione delle Personate (*Scrophulariaceae* et *Rhinanthaceae*) // Ann. Bot. (Roma). 1907. Vol. 6. P. 131—145.
Bentham G. Scrophulariaceae // Prodromus. Ed. A. DeCandolle. 1846. Vol. 10. P. 180—186.
Bentham G. Scrophulariaceae // Genera plantarum. G. Bentham, J. D. Hooker, eds. L.: Reeve & C. 1876. Vol. 2. P. 913—980.
Benton M. J. The Fossil Record 2. L.: Chapman & Hall. 1993. 845 p.
Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. New York, 1968. 450 p.
Fisher D. B., Cash-Clark C. E. Sieve tube unloading and post-phloem transport of fluorescent tracers and proteins injected into sieve tubes via severed aphid styles // Plant Physiol. 2000. Vol. 123. P. 125—137.
Gamalei Yu. V. Structure and function of leaf minor veins in trees and herbs. A taxonomic review // Trees. 1989. Vol. 3. P. 96—110.
Gamalei Yu. V. Phloem loading and its development related to plant evolution from trees to herbs // Trees. 1991. Vol. 5. P. 50—64.
Gunning B. E. S. Plastid stromules: video microscopy of their outgrowth, refraction, tensioning, anchoring, branching, bridging, and tip-shedding // Protoplasma. 2005. Vol. 225. P. 33—42.
Gunning B. E. S., Pate J. S. Transfer cells // Dynamic aspects of plant ultrastructure. Ed. A. B. Robards. London, 1974. P. 441—480.
Gunning B. E. S., Steer M. W. Plant cell biology: an ultrastructural approach. Canberra, 1994. 120 p.
Juniper B. E., Robins R. J., Joel D. M. The carnivorous plants. L.: Acad. Press. 1989. 540 p.
Kazda M., Salzer J. Leaves of lianas and self-supporting plants differ in mass per unit area and in nitrogen content // Plant biol. 2000. Vol. 2. P. 268—271.
Knop Ch., Voitsekhovskaja O. V., Lohaus G. Sucrose transport in two members of the *Scrophulariaceae* with different types of transport sugars // Planta. 2001. Vol. 213. P. 80—91.
Kollmann R., Glockmann Ch. Sieve elements in graft unions // Sieve elements. Eds Behnke H.-D., Sjolund R. D. Berlin, 1990. P. 219—239.
Kwok E., Hanson M. R. Stromules and the dynamic nature of plastid morphology // J. Microsc. 2004. Vol. 214. P. 124—137.
Müller K., Borsch T., Legendre L. et al. Evolution of carnivory in *Lentibulariaceae* and the *Lamiales* // Plant Biol. 2004. Vol. 6. P. 477—490.
Müller K., Borsch T., Legendre L. et al. Recent progress in understanding the evolution of carnivorous *Lentibulariaceae* (*Lamiales*) // Plant Biol. 2006. Vol. 8. P. 748—757.
Newell J. M., Leigh R. A., Hall J. L. Vacuole development in cultured evacuolated oat mesophyll protoplasts // J. Exp. Bot. 1998. Vol. 49. P. 817—827.
Olmstead R. G., de Pamphilis C. W., Wolfe A. D. et al. Disintegration of the *Scrophulariaceae* // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. N 2. P. 348—361.
Osteryoung K. W. Organelle fission. Crossing the evolutionary divide // Plant Physiol. 2000. Vol. 123. P. 1213—1216.

Pate J. S., Gunning B. E. S. Vascular transfer cells in Angiosperm leaves. A taxonomic and morphology survay // Protoplasma. 1969. Vol. 68. P. 135—156.

Peel A. J. Investigations with Aphid stylets into the physiology of the sieve tube // Transport in plants. M. H. Zimmermann, J. A. Milburn (eds). Berlin, 1975. Vol. 1. P. 171—196.

Pickett-Heaps J. D., Northcote D. H. Organization of microtubules and endoplasmic reticulum during mitosis and cytokinesis in wheat meristems // J. Cell Sci. 1966. Vol. 1. P. 109—120.

Pyke K. Plastid division: The squeezing gets tense // Curr. Biol. 2006. Vol. 16. N 2. P. 60—63.

Spomer G. Evidence of protocarnivorous capabilities in *Geranium viscosisimum* and *Potentilla arguta* and other sticky plants // Intern. J. Plant Sci. 1999. Vol. 160. P. 98—101.

Tiedemann R. Graft union development and symplastic phloem contact in the heterograft *Cucumis sativus* on *Cucurbita ficifolia* // J. Plant Physiol. 1989. Vol. 134. P. 427—440.

Turgeon R., Beebe D. U., Gowan E. The intermediary cell: minor vein anatomy and raffinose oligosaccharide synthesis in the *Scrophulariaceae* // Planta. 1993. Vol. 191. P. 446—456.

Turgeon R., Medville R., Nixon K. C. The evolution of minor vein phloem and phloem loading // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. N 8. P. 1331—1339.

Vickery M. L. Ecology of tropical plants. New York, 1984. 170 p.

Visser J. South African parasitic flowering plants. Cape Town, 1981. 177 p.

Voitsekhovskaja O. V. On the role of sugar compartmentation and stachyose synthesis in symplastic phloem loading. Göttingen, 2002. 170 p.

Voitsekhovskaja O. V., Pakhomova M. V., Syutkina A. V. et al. Compartmentation of assimilate fluxes in leaves. II. Apoplastic sugar levels in leaves of plants with different companion cell types // Plant Biol. 2000. Vol. 2. P. 107—112.

Voitsekhovskaja O. V., Koroleva O. A., Batashev D. R. et al. Phloem loading in two *Scrophulariaceae* species: what can drive symplastic flow via plasmodesmata? // Plant Physiol. 2006. Vol. 140. P. 383—395.

von Wettstein R. Scrophulariaceae // Die Natürlichen Phlanzenfamilien. A. Engler, K. Prantl (eds). Leipzig, 1891. T. 4. S. 39—107.

von Wettstein R. Handbuch der Systematischen Botanik. Leipzig, 1935. 152 S.

Xiong F. S., Ruhland C. T., Day T. A. Photosynthetic temperature response of the Antarctic vascular plants *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica* // Physiol. Plant. 1999. Vol. 106. P. 272—286.

Xiong F. S., Mueller E. C., Day Th. A. Photosynthetic and respiratory acclimation and growth response of Antarctic vascular plants to contrasting temperature regimes // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 5. P. 700—710.

SUMMARY

The accordance of the types of phloem and xylem loading in *Scrophulariaceae* and associated taxa has been analyzed. It was recognized that the special types of nitrogenous nutrition such as the carnivory (leaf nitrogenous nutrition) and parasitism (root nitrogenous parasitism) are connected with advanced steps of phloem loading evolution: the carnivory is the final step in symplastic direction of the assimilate export evolution; the parasitism is the same in apoplastic direction. Two evolutionary lines of the transport system, and the types of carbohydrate and nitrogenous nutrition are presented in traditional *Scrophulariaceae* by subfamilies (*Scrophularioideae* and *Rhinanthoideae*). After disintegration of the *Scrophulariaceae* on the data of molecular phylogeny, they are presented by monophyletic families (*Scrophulariaceae* sensu stricto; *Veronicaceae* and *Orobanchaceae*). The structural and functional relations between the organizing of transport communications and the types of nutrition as well as the evolutionary sequence of host and parasitic taxa establishment are discussed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 + 581.9 + 582.26 : 581.4

© М. С. Куликовский

ВИДОВОЙ СОСТАВ И МОРФОЛОГИЯ ПЕННАТНЫХ ДИАТОМОВЫХ (*BACILLARIOPHYTA*) НЕКОТОРЫХ СФАГНОВЫХ БОЛОТ РУССКОЙ РАВНИНЫ. 1. РОД *EUNOTIA*

M. S. KULIKOVSKIY. SPECIES COMPOSITION AND MORPHOLOGY OF THE PENNATE DIATOMS (*BACILLARIOPHYTA*) FROM THE SOME SPHAGNOUS BOGS OF RUSSIAN PLAIN. 1. THE GENUS *EUNOTIA*

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н
Поступила 26.05.2006
Окончательный вариант получен 02.10.2006

В изученных 10 болотах Приволжской возвышенности (Пензенская обл.) и Полистово-Ловатском сфагновом массиве в пределах Рдейского государственного природного заповедника выявлено 40 видов рода *Eunotia*, из которых 7 определены до рода. Впервые для флоры России указываются *E. michaelis*, *Eunotia* cf. *kruegeri*. Отмечены редкие виды: *E. iatriaensis*, *E. satelles*, *E. steineckei*. Показана морфологическая изменчивость в 3 популяциях двух видов. Наиболее вариабельны размерные характеристики. Все виды иллюстрированы оригинальными микрофотографиями, отображающими особенности ультраструктуры и морфологической изменчивости ряда таксонов.
Ключевые слова: *Eunotia*, видовой состав, морфологическая изменчивость, сфагновые болота, Русская равнина.

Несмотря на многолетнее изучение альгофлор разнотипных экосистем на территории бывшего СССР, сфагновые болота остаются одними из наиболее малоизученных (Штина и др., 1981). В то же время для них характерны своеобразная флора и фауна, связанные с отличными от водотоков и водоемов условиями обитания и эдификаторной ролью сфагновых мхов. В сравнительном аспекте диатомовая флора гидроморфных биогеоценозов сильно отличается от других, что необходимо учитывать при проведении исследований, связанных с выявлением биоразнообразия определенных регионов (Куликовский, 2006).

Флора сфагновых болот слагается различными родами и видами диатомовых водорослей, наибольшее развитие и разнообразие проявляют *Pinnularia* Ehr., *Frustulia* Rabenh., *Eunotia* Ehr. В отличие от первых двух родов, по которым составлены монографические обработки (Krammer, 1992, 2000; Lange-Bertalot, 2001), для последнего таковые отсутствуют. В то же время систематическое положение многих видов рода неоднократно изменялось, а описание большого количества видов из водоемов различных районов, в том числе и европейских, свидетельствует о разнообразии и недостаточной морфологической и таксономической изученности этого рода в настоящее время (Lange-Bertalot et al., 1996; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996; Metzeltin, Witkowski, 1996; Metzeltin, Lange-Bertalot, 1998; Metzeltin, Lange-Bertalot, 2002; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Werum, Lange-Bertalot, 2004).

Для большинства проводимых флористических исследований на территории России и сопредельных государств, в которых указываются представители изучаемого рода, характерно использование световой микроскопии (Комаренко, Васильев, 1975, и др.). Специальное обсуждение состава видов было предпринято Ю. В. Науменко (1995) для р. Оби и В. Г. Харитоновым для пресных водоемов Берингии (2005). Изучение ряда представителей *Eunotia* с использованием электронной микроскопии было проведено Э. И. Лосевой (2000), О. В. Анисимовой с соавт. (2004), С. И. Генкалом (1992).

Цель работы — выявление состава и изучение морфологии видов рода *Eunotia* из сфагновых болот Русской равнины.

Материал и методика

Материал был собран в 2002—2005 гг. из 10 сфагновых болот Приволжской возвышенности (Пензенская обл.): Безымянного (Бессоновский р-н), Наскафтымского (Шемышейский р-н), Иванырского (Лунинский р-н), трех Верхозимских, Чибирлейского (Кузнецкий р-н), Петровского, Ильминского (Никольский р-н), Качимского (Сосновоборский р-н) и из Полистово-Ловатского сфагнового массива на территории Рдейского государственного природного заповедника (Новгородская обл.). Всего изучено с применением трансмиссионной (Н-300) и сканирующей (JSM-25S) электронной микроскопии 154 пробы из различных биотопов сфагновых болот.

Освобождение клеток от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975).

Для статистического анализа популяционной изменчивости использовали выборки створок следующих видов, просмотренных с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (Н-300): *Eunotia paludosa* — 5.06.2003, Качимское болото; *E. paludosa* — 21.07.2005, Рдейское болото, в поднятом сфагнуме, недалеко от берега оз. Островистое; *E. septentrionalis* — 5.06.2003, Качимское болото.

Результаты и обсуждение

В изученных экосистемах выявлено 40 таксонов видового и внутривидового ранга (табл. 1). Описания, примечания, оригинальные микрофотографии створок и элементов панциря приводятся ниже.

E. bilunaris (Ehr.) Mills var. *bilunaris* (табл. I, *1—4*). — *Eunotia lunaris* (Ehr.) Grun. Створки 25.7—108.9 мкм дл., 3—6 мкм шир., штрихов 14—19 в 10 мкм.

Космополит. Рассматривается М. М. Забелиной с соавт. (1951) как эвритоп, олигогалоб, олигосапроб.

Данный вид вслед за K. Krammer, H. Lange-Bertalot (1991) мы рассматриваем в широком понимании (sensu lato). Отличительной особенностью таксона являются далеко уходящие щели зачаточных швов к центру створки с внешней поверхности.

E. bilunaris var. *mucophila* L.-B. et Nörpel (табл. I, *5—7*). Створки 17—66 мкм дл., 2.6—3.6 мкм шир., штрихов 18—25 в 10 мкм.

Космополит, в изученных нами болотах почти везде встречается вместе с типовой формой. Отличается от последней формой створки, большим количеством

ТАБЛИЦА 1

Распространение видов рода *Eunotia* в изученных сфагновых болотах

Виды	Названия болот										
	Рдейское	Верхозимское 1	Качимское	Безымянное	Иванырское	Верхозимское 2	Ильминское	Наскафтымское	Чибирлейское	Петровское	Верхозимское 3
E. bilunaris var. *bilunaris*	+	+	+	+	+	+	+		+		
E. bilunaris var. *mucophila*			+	+	+	+	+	+	+		+
E. crista-galli		+		+	+						
E. diadema	+										
E. diodon	+										
E. exigua	+	+	+	+				+	+	+	
E. faba		+				+			+	+	
E. fallax						+					
E. flexuosa				+	+						
E. formica	+										
Eunotia cf. *glacialis*	+										
E. iatriaensis	+										
E. incisa	+	+				+					
Eunotia cf. *intermedia*	+				+						
Eunotia cf. *kruegeri*	+										
E. lapponica	+										
E. meisteri	+	+		+	+	+	+		+	+	+
E. michaelis	+										
E. microcephala	+	+	+			+	+				+
E. monodon	+										
E. naegelii	+			+	+						
E. nymanniana	+	+	+	+		+	+	+		+	
E. paludosa	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
E. pectinalis var. *ventralis*	+			+	+						
E. praerupta				+							
E. rhomboidea	+	+				+			+		+
E. satelles										+	
E. septentrionalis	+		+	+	+						+
E. serra	+										
E. steineckei	+				+		+				
Eunotia cf. *subarcuatoides*	+										
E. tetraodon	+										
E. trinacria	+			+	+						
Eunotia sp. 1	+										
Eunotia sp. 2	+										
Eunotia sp. 3	+										
Eunotia sp. 4					+						
Eunotia sp. 5	+										
Eunotia sp. 6	+										
Eunotia sp. 7	+										

штрихов в 10 мкм (20—28), шириной, не превышающей 3 мкм (Krammer, Lange-Bertalot, 1991). Размерные характеристики изученных нами створок отличаются от диагноза числом штрихов в 10 мкм и шириной створки.

E. crista-galli Cl. (табл. I, *8—12*). Створки 15.4—37.1 мкм дл., 5.6—11.4 мкм шир., с 3—5 выпуклинами, штрихов 10—18 в 10 мкм.

Распространен в Северной Африке, в олиготрофных местообитаниях.

Число штрихов в 10 мкм колеблется в более широких пределах, чем указывается в диагнозе вида (Krammer, Lange-Bertalot, 1991).

E. diadema Ehr. (табл. I, *13, 14*). Створки 44.4—60 мкм дл., 14.4—19 мкм шир., штрихов 13—19 в 10 мкм.

Пресноводный североальпийский вид, характерен для олиго- и дистрофных водоемов, типичен для сфагновых болот.

E. diodon Ehr. (табл. I, *15, 16*). Створки 17.3—51.4 мкм дл., 5—11.4 мкм шир., штрихов 12—18 в 10 мкм.

Пресноводный широко распространенный вид.

Krammer, Lange-Bertalot (1991) включают в него *E. islandica* Oestrup.

E. exigua (Bréb.) Rabenh. (табл. I, *17*). Створки 16.4—20.7 мкм дл., 3.2—3.6 мкм шир., штрихов 16—25 в 10 мкм.

Пресноводный вид, космополит, олигогалоб.

Это один из наиболее полиморфных видов, рассматриваемый Krammer, Lange-Bertalot (1991) как «sippenkomplex». В позднейших работах H. Lange-Bertalot рассматривает этот вид в более узком смысле.

E. faba Ehr. (табл. II, *1—3*). Створки 15—25.7 мкм дл., 3.3—9.3 мкм шир., штрихов 14—22 в 10 мкм.

Космополит, в олиготрофных местообитаниях.

Широкое трактование этого вида Krammer, Lange-Bertalot (1991), включая *E. kocheliensis* O. Müller и *E. vanheurckii* Patrick, затрудняет определение *E. foba* и близких к нему видов. Размерные характеристики, приведенные нами, несколько отличаются от диагноза, что требует изучения изменчивости этого вида в природных популяциях.

E. fallax A. Cl. (табл. II, *4*). Створка 26.5 мкм дл., 3.5 мкм шир., штрихов 13 в 10 мкм.

Пресноводный вид, галофоб.

E. flexuosa (Bréb.) Kütz. (табл. II, *5—19*). Створки 132—150 мкм дл., 4—6 мкм шир., штрихов 12—15 в 10 мкм.

Космополит, обитает как в кислых, так и в щелочных водах.

Морфологически близки к этому виду недавно описанные *E. genuflexa* Nörpel-Sch. и *E. eurycephaloides* Nörpel-Sch. et L.-B. (Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996). В данной работе я склоняюсь к широкому трактованию (sensu lato) вида *E. flexuosa* и необходимости подробного морфологического изучения этих таксонов.

E. formica Ehr. (табл. II, *10*, *11*). Створки 51.1—101 мкм дл., 8—10 мкм шир., штрихов 9—14 в 10 мкм.

Космополит, встречается в кислых и слабощелочных водах.

Eunotia cf. *glacialis* Meister (I, *12*). Створка 40 мкм дл., 6.7 мкм шир., штрихов 13 в 10 мкм.

Возможно, космополит, распространен в Северной Европе, Альпах, Пиренеях и Северной Америке.

E. iatriaensis Foged (табл. II, *13*). Створка 10.3 мкм дл., 3.5 мкм шир., штрихов 26 в 10 мкм.

Редкий вид, приводится Э. А. Лосевой с соавт. (2004) для неоплейстоценовых комплексов Европейского северо-востока и В. Г. Харитоновым (2005) для бассейна Тауйской губы, бассейнов рек Колыма и Пенжина.

E. incisa Greg. (табл. II, *14*). Створки 20.7—33 мкм дл., 4—5.7 мкм шир., штрихов 14—22 в 10 мкм.

Космополит.

Eunotia cf. *intermedia* (Krasske) Nörpel et L.-B. (табл. II, *15*, *16*). Створки 15.4—15.5 мкм дл., 3—3.6 мкм шир., штрихов 17—18 в 10 мкм.

Распространен в северном полушарии.

Eunotia cf. *kruegeri* L.-B. (табл. II, *17*). Створки 11—13 мкм дл., 2.2—2.6 мкм шир., штрихов 26—28 в 10 мкм.

Вид описан из водотоков Европы (Werum, Lange-Bertalot, 2004), сходен с *E. exigua*, отличаясь формой створки и бóльшим числом штрихов в 10 мкм (25—28, а не 18—24).

E. lapponica Grun. (табл. II, *18*). Створки 42—109 мкм дл., 7.8—11 мкм шир., штрихов 16—18 в 10 мкм.

Распространен в северном полушарии, в олиготрофных водоемах.

E. meisteri Hust. (табл. II, *19*, *20*). Створки 12.1—19.5 мкм дл., 3—4.1 мкм шир., штрихов 17—26 в 10 мкм.

Возможно, космополит.

E. michaelis Metzeltin, Witkowski et L.-B. (табл. III, *1*—*4*). Створки 15.8—17.8 мкм дл., 4—4.8 мкм шир., штрихов 14—18 в 10 мкм, ареол 40—48 в 10 мкм.

Вид описан из маленького озера на острове (Bear Island) в Северной Атлантике (Metzeltin, Witkowski, 1996). В нашем материале морфология вида, за исключением несколько большего количества штрихов (18, а не 16), соответствует первоописанию.

Впервые указан для территории России.

E. microcephala Krasske (табл. III, *5*, *6*). Створки 11.2—15.9 мкм дл., 2.4—4 мкм шир., штрихов 16—24 в 10 мкм.

По всей вероятности, космополит, в олиго- и дистрофных водоемах.

E. monodon Ehr. (табл. III, *7*). Створка 100 мкм дл., 10 мкм шир., штрихов 10 в 10 мкм.

Космополит, в олиго- и дистрофных местообитаниях.

E. naegelii Migula (табл. II, *8*). Створки 58.8—105.9 мкм дл., 2.8—4 мкм шир., штрихов 15—19 в 10 мкм.

Космополит.

Приводится М. М. Забелиной (1951) как *E. alpina* (Nägeli) Hust.

E. nymanniana Grun. (табл. III, *9*). Створки 23.3—51 мкм дл., 2.7—6 мкм шир., штрихов 15—32 в 10 мкм.

Наряду с *E. exigua* М. М. Забелина с соавт. (1951) рассматривают этот вид (=*E. exigua* var. *compacta* Hust.) как космополит, олигогалоб, широко распространенный вид.

ТАБЛИЦА 2

Статистические характеристики исследованных выборок

Признак	Лимиты	$M \pm m$	δ	CV	n
Eunotia paludosa (Качимское болото)					
Длина	12.8—27.3	18.8 ± 0.65	3.3	17.3	25
Ширина	2.1—3.1	2.5 ± 0.05	0.3	10.9	
Число штрихов в 10 мкм	20—25	22.8 ± 0.26	1.3	5.6	
Число ареол в 10 мкм	48—70	58.2 ± 0.91	4.5	7.8	
Eunotia paludosa (Рдейское болото)					
Длина	6.2—23.7	14.1 ± 0.99	4.5	32.3	20
Ширина	2—3	2.5 ± 0.07	0.3	12.9	
Число штрихов в 10 мкм	24—32	27.3 ± 0.51	2.3	8.6	
Число ареол в 10 мкм	45—60	54.6 ± 0.77	3.5	6.5	
Eunotia septentrionalis (Качимское болото)					
Длина	12.1—25.3	18.7 ± 0.54	2.7	14.5	25
Ширина	5.3—6.9	5.9 ± 0.07	0.4	6	
Число штрихов в 10 мкм	17—22	19.7 ± 0.27	1.3	6.8	
Число ареол в 10 мкм	35—40	36.7 ± 0.31	1.5	4.2	

Примечание. *M* — среднее арифметическое значение, *m* — ошибка среднего, δ — среднее квадратичное отклонение, *CV* — коэффициент вариации в процентах, *n* — число измеренных створок.

E. paludosa Grun. (табл. III, *10, 11*). Створки 6.2—64.2 мкм дл., 2—3.8 мкм шир., штрихов 17—32 в 10 мкм, ареол 45—70 в 10 мкм.

Космополит.

М. М. Забелина с соавт. (1951) отождествляют этот вид с *E. exigua*, однако последний имеет четкие морфологические отличия. Вид сходен с *E. fallax* (Krammer, Lange-Bertalot, 1991), который отличается более расставленными штрихами (и соответственно их меньшим количеством в 10 мкм), увеличивающимся к концам.

В изученных двух выборках (табл. 2) диапазоны варьирования количественных признаков соответствуют диагнозу вида (Krammer, Lange-Bertalot, 1991). Максимальное число штрихов в 10 мкм (до 32) указывается как возможное для этого вида. Наибольшая изменчивость характерна для размерных характеристик, причем *CV* длины значительно превышают показатели ширины. Наименее изменчивы элементы ультраструктуры.

E. pectinalis var. *ventralis* (Ehr.) Hust. (табл. III, *12*). Створки 46.7—82.9 мкм дл., 4.4—8.8 мкм шир., штрихов 9—14 в 10 мкм.

Широко распространенный вид, космополит, в отличие от многих видов рода эвритопный.

Отличается от типовой разновидности слегка согнутыми створками с выпуклостью посередине брюшного края створки.

E. praerupta Ehr. (табл. III, *13*). Створки 24.3—60 мкм дл., 10—17 мкм шир., штрихов 6—12 в 10 мкм.

Пресноводный вид, галофоб.

E. rhomboidea Hust. (табл. III, *14, 15*). Створки 15.6—23.3 мкм дл., 3—4.6 мкм шир., штрихов 16—20 в 10 мкм.

Космополит.

E. satelles (Nörpel et L.-B.) Nörpel-Sch. et L.-B. (табл. III, *16*). Створка 15.9 мкм дл., 5.9 мкм шир., штрихов 14 в 10 мкм.

Редкий вид, характерен для олиго- и дистрофных водоемов Скандинавского п-ова и в целом циркумбореального региона (Krammer, Lange-Bertalot, 1991). В. Г. Харитонов (2005) рассматривает его как широко распространенный в пределах Берингии, редко встречающийся вид.

E. septentrionalis Oestr (табл. III, *17*, *18*). Створки 12.1—46 мкм дл., 5—8.6 мкм шир., штрихов 12—22 в 10 мкм, ареол 35—40 в 10 мкм.

Пресноводный североальпийский вид.

Диапазоны изменчивости размерных характеристик створок в выборке из Качимского болота (табл. 2) практически соответствуют диагнозу вида (Krammer, Lange-Bertalot, 1991), несколько превышая верхние пределы ширины и длины створок. На основе коэффициента вариации наиболее изменчива длина створок, менее — число ареол в 10 мкм, а ширина створки число штрихов в 10 мкм варьируют в близких пределах.

E. serra Ehr. (табл. III, *19*). Створки 47.1—100 мкм дл., 11.4—20 мкм шир., штрихов 9—16 в 10 мкм.

Пресноводный североальпийский вид, в олиго- и дистрофных водоемах, типичный для сфагновых болот.

М. М. Забелина с соавт. (1951) указывают этот вид под названием *E. robusta* Ralfs, а приводимые в этой работе *E. diadema* и *E. tetraodon* — как разновидности *E. robusta*: соответственно *E. robusta* var. *diadema* (Ehr.) Ralfs и *E. robusta* var. *tetraodon* (Ehr.) Ralfs. Krammer, Lange-Bertalot (1991) рассматривают их как разновидности *E. serra*, в более поздних работах (Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996) — как самостоятельные таксоны.

E. steineckei Petersen (табл. IV, *1*). Створки 16.8—35.4 мкм дл., 2.7—4.4 мкм шир., штрихов 19—24 в 10 мкм.

По экологии вид, видимо, близок к *E. exigua*, к «sippenkomplex» которого относят этот вид Krammer, Lange-Bertalot (1991).

Eunotia cf. *subarcuatoides* Alles, Nörpel et L.-B. (табл. IV, *2*, *3*). Створки 8—19.2 мкм дл., 3—4 мкм шир., штрихов 20—27 в 10 мкм.

По-видимому, космополит. В. Г. Харитонов (2005) относит к широко распространенным видам в пределах Берингии.

E. teraodon Ehr. (табл. IV, *4*). Створки 22—47 мкм дл., 16.7—21 мкм шир., штрихов 12—14 в 10 мкм.

Североальпийский вид, в олиго- и дистрофных водоемах, типичен для сфагновых болот.

E. trinacria Krasske (табл. IV, *5*). Створки 10.9—19.1 мкм дл., 2.3—3.6 мкм шир., штрихов 18—30 в 10 мкм.

Космополит, пресноводный вид.

Вид очень сходен с *E. paludosa*, главной отличительной особенностью которого является коленчато выпуклый спинной край. Это повлекло за собой рассмотрение вида в качестве разновидности *E. paludosa* var. *trinacria* (Krasske) Nörpel.

Eunotia sp. 1 (табл. IV, *6*, *7*). Створки 55.6 мкм дл., 3.8 мкм шир., штрихов 21 в 10 мкм.

Eunotia sp. 2 (табл. IV, *8*, *9*). Створки 11.2—12.1 мкм дл., 3.5 мкм шир., штрихов 22—26 в 10 мкм.

Имеет сходство в форме створки с *E. rhynchocephala* Hust., отличается значительно большим числом штрихов в 10 мкм.

Eunotia sp. 3 (табл. IV, *10*). Створки 82 мкм дл., 3.5 мкм шир., штрихов 20 в 10 мкм.

Встреченная створка принадлежит к кругу форм *E. paludosa*, *E. fallax*.

Eunotia sp. 4 (табл. IV, *11*). Створки 17.3—43 мкм дл., 4.5—16 мкм шир., штрихов 15—18 в 10 мкм.

Изученные створки имеют сходство с *E. ursamaioris* L.-B. et Nörpel-Sch. (Lange-Bertalot, Genkal, 1999).

В. Г. Харитонов (2005) относит *E. ursamaioris* к широко распространенным в водоемах Берингии.

Eunotia sp. 5 (табл. IV, *12*). Створки 16.4 мкм дл., 3.2 мкм шир., штрихов 21 в 10 мкм.

Eunotia sp. 6 (табл. IV, *13*, *14*). Створки 10—16 мкм дл., 3—4.4 мкм шир., штрихов 26—28 в 10 мкм.

Eunotia sp. 7 (табл. IV, *15*). Створки 22.7 мкм дл., 5 мкм шир., штрихов 13 в 10 мкм.

Заключение

Из 40 видов, выявленных нами в 11 сфагновых болотах, 7 определены до рода. Во всех пробах обнаружен *E. paludosa*. Большая часть встречаемости характерна для *E. meisteri* (в 9 болотах), *E. bilunaris* var. *bilunaris*, *E. bilunaris* var. *mucophila*, *E. nymanniana* (в 8 болотах), *E. exigua* (в 7 болотах), *E. microcephala* (в 6 болотах), *E. rhomboidea*, *E. septentrionalis* (в 5 болотах). Остальные виды (31 или 77.5 % состава) встречены менее чем в половине изученных экосистем.

Выявление разнообразия представителей этого рода сопряжено с рядом проблем. Недостаточная морфологическая изученность, особенно с использованием сканирующей электронной микроскопии, осложняет процесс определения, где большое таксономическое значение придается строению зачаточных швов. Изучение популяционной изменчивости важно для понимания изменчивости формы створки — важного определительного признака. На примере трех изученных нами выборок видно, что размерные характеристики (длина, ширина) более изменчивы, чем количество штрихов и ареол.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке «Фонда содействия отечественной науке».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимова О. В., *Романова О. Л.*, *Танченко Е. М.* Атлас водорослей водоемов Звенигородской биологической станции им. С. Н. Скадовского. М., 2004. 131 с.

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—89.

Генкал С. И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб., 1992. 128 с.

Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли. М., 1951. 618 с.

Комаренко Л. Е., Васильева И. И. Пресноводные диатомовые и синезеленые водоросли водоемов Якутии. М., 1975. 423 с.

Куликовский М. С. Сравнительный анализ флор диатомовых водорослей разнотипных биотопов Пензенской области // Экология пресноводных экосистем и состояния здоровья населения. Оренбург, 2006. С. 44—63.

Лосева Э. И. Атлас пресноводных плейстоценовых диатомей европейского Северо-Востока. СПб., 2000. 213 с.

Лосева Э. И., Стенина А. С., Марченко-Вагапова Т. И. Кадастр ископаемых и современных диатомовых водорослей Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2004. 154 с.

Науменко Ю. В. Виды рода *Eunotia* (*Bacillariophyta*) в Оби // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 11. С. 55—59.

Харитонов В. Г. Представители семейства *Eunotiaceae* (*Bacillariophyta*) в пресных водоемах Берингии // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 2. С. 165—182.

Штина Э. А., Антипина Г. С., Козловская Л. С. Альгофлора болот Карелии и ее динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов. Л., 1981. 270 с.

Krammer K. Pinnularia: eine Monographie der europäischen Taxa // Bibliotheca Diatomologica. Bd 26. Berlin; Stuttgart, 1992. 353 S.

Krammer K. The genus *Pinnularia*. Königstein, 2000. 703 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae 3. Teil: *Centrales*, *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart; New York, 1991. 576 p.

Lange-Bertalot H. Navicula sensu stricto, 10 genera separated from *Navicula* sensu stricto, *Frustulia*. Königstein, 2001. 526 p.

Lange-Bertalot H., Genkal S. I. Diatoms from Siberia I. Islands in the Arctic Ocean (Yugorsky-Shar Strait) // Iconographia Diatomologica. Vol. 6. Königstein, 1999. 292 S.

Lange-Bertalot H., Külbs K., Lauser T. et al. Diatom taxa introduced by Georg Krasske documentation and revision // Iconographia Diatomologica. Vol. 3. Königstein, 1996. 358 S.

Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Indicators of oligotrophy, 800 taxa representative of three ecologically distinct lake types // Iconographia Diatomologica. Vol. 2. Königstein, 1996. 390 S.

Metzeltin D., Lange-Bertalot H. Tropical diatoms of South America I. About 700 predominantly rarely known or new taxa representative of the neotropical flora // Iconographia Diatomologica. Vol. 5. Königstein, 1998. 695 S.

Metzeltin D., Lange-Bertalot H. Diatoms from the «Island Continent» Madagascar // Iconographia Diatomologica. Vol. 11. Königstein, 2002. 286 S.

Metzeltin D., Witkowski A. Diatomeen der Bären-Insel. Süßwasser- und marine Arten // Iconographia Diatomologica. Vol. 4. Königstein, 1996. 232 S.

Werum M., Lange-Bertalot H. Diatoms in Springs from Central Europe and elsewhere under the influence of hydrogeology and anthropogenic impacts // Iconographia Diatomologica. Vol. 13. Königstein, 2004. 480 S.

SUMMARY

The studies in 10 bogs on Privolzhskaya Upland (Penza Region) and in Polistovo-Lovatsky sphagnous tract within Rdeisk State National Reserve has revealed 40 *Eunotia* species. Among them, *E. michaelis*, *E.* cf. *kruegeri* are new to the diatom flora of Russia, and *E. iatriaensis*, *E. satelles*, *E. steineckei* are rare species to the flora. The morphological variability of two species was studied in 3 populations. Estimation of the variability of quantitative features suggested that the dimensional characters are the most labile. The problems of species identifying are discussed here. All thes studied species are illustrated by original microphotographies to show the ultrastructural elements and morphological variability of some taxa.

УДК 582.272.46-1.526.44 (268.45) (268.46) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 12

© Т. А. Михайлова,[1] В. А. Штрик[2]

МАКРОЭПИФИТЫ *LAMINARIA HYPERBOREA* (*LAMINARIACEAE*) БАРЕНЦЕВА И БЕЛОГО МОРЕЙ

T. A. MIKHAYLOVA, V. A. SHTRIK. MACROEPIPHYTES OF *LAMINARIA HYPERBOREA* (*LAMINARIACEAE*) IN THE BARENTS AND THE WHITE SEAS

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: mikhaylovat@mail.ru
[2] Всероссийский НИИ рыбного хозяйства и океанографии
107140 Москва, ул. Красносельская, 17
E-mail: shtrik@vniro.ru
Поступила 02.03.2007

Исследованы водоросли-эпифиты *Laminaria hyperborea* в Баренцевом и Белом морях: видовой состав, встречаемость, биомасса, проективное покрытие, распределение по слоевищу базифита, пространственная структура синузии эпифитов. Отмечено 44 вида на слоевище *L. hyperborea* и 6 видов — на его эпифитах. Доминируют красные водоросли. Преобладают факультативные голоэпифиты. Многолетних видов — 50 %. На ризоидах *L. hyperborea* отмечено 17 видов, на стволиках — 36, на пластинах — 26. Специфика состава эпифитов обусловлена длительностью жизни стволика — наиболее долго сохраняющейся в онтогенезе части слоевища. Совокупность эпифитов рассматривается в виде консорции, ядром которой выступает стволик *L. hyperborea*. Консорция включает комплекс из 13 массовых видов. По морфологии и размерам эпифиты разделены на 5 групп, которые слагают 4 яруса консорции.

Ключевые слова: эпифиты, ламинариевые, базифит, пластина, стволик, ризоиды, консорция, ярусы, биоморфы, обилие, этажи, Баренцево и Белое моря.

Фитоценозы *Laminaria hyperborea* (Gunn.) Foslie занимают обширные площади среди прибрежных водорослевых сообществ морей северо-восточной Атлантики. В странах Западной Европы этот вид является объектом промысла и в больших объемах перерабатывается промышленностью (Svendsen, 1972; Sivertsen, 1991). В российских водах вид впервые был обнаружен в 1961 г. Е. И. Блиновой в прибрежье Айновских островов в самой западной части Мурманского побережья, где он отмечался в верхней сублиторали до глубины 3 м как сопутствующий в поясе *L. digitata* (Huds.) Lamour. (Блинова, 1965а). Позднее Е. В. Шошина установила, что он распространен вдоль Мурманского побережья Кольского п-ова вплоть до Лумбовского залива (Воронка Белого моря) и формирует пояс на глубинах от 3—5 до 15 м (Schoschina, 1997). Проведенное нами исследование анатомического строения 144 слоевищ *Laminaria* с рассеченной пластиной, позволяющее точно идентифицировать сходные виды, дает основание утверждать, что на Мурманском побережье ассоциации с доминированием *L. hyperborea* имеют широкое распространение наряду с ассоциациями *L. digitata*.

Всесторонний интерес европейских альгологов к изучению *L. hyperborea* не иссякает с начала прошлого столетия (Sauvageau, 1918; Kain, 1971; Gunnarson, 1991; Sjøtun, 1995). Однако информация об эпифлоре этого вида в природе немногочисленна (Smith, 1967, Whittick, 1983).

Подробная работа, посвященная макрофауне и макрофлоре, ассоциированым с видами *Laminaria digitata* и *L. hyperborea*, выполнена на Северном море в районе о-ва Гельголанд (Schultze et al., 1990). Авторы исследовали различия эписообществ двух базифитов, разных частей их слоевищ, как изменяется ассоциированная биота в зависимости от сезона и гидродинамики. Отмечается, что состав эпифитов *L. hy-*

perborea богаче, чем у *L. digitata*, указывается, что красные водоросли, составляющие 50 % всего флористического списка, доминируют в течение всего года. Но и в этом исследовании водоросли рассматриваются в целом и главным образом как субстрат для поселения макрофауны.

Основной акцент в изучении обрастателей слоевищ *L. hyperborea* делается на макрофауну (Christie et al., 1998; Norderhaug, Christie, 2002; Jorgensen, Christie, 2003; Waage-Nielsen et al., 2003; Norderhaug, 2004). Тем не менее знания о межвидовых взаимодействиях в пределах консорции «базифит—эпифиты» имеют не только фундаментальное экологическое, но и практическое значение.

Настоящая работа посвящена выявлению видового состава эпифитов *L. hyperborea*, особенностей их распределения по слоевищу базифита и изучению пространственной организации синузии эпифитов.

Материал и методика

Спорофиты *Laminaria hyperborea* 0.2—2 м дл. отбирались в летний период 2005—2006 гг. водолазным способом в диапазоне глубин 3—8 м в губах Териберка, Дальнезеленецкая, Трящина и Дроздовка Мурманского побережья Баренцева моря и на глубине 11.5 м в г. Качковская Белого моря. Всего исследовано 54 слоевища. Водоросли-макроэпифиты определяли на основе изучения морфологии и анатомического строения с применением световых микроскопов Микромед-2 и МБС-1. В ходе работы было изготовлено 22 постоянных препарата. Проводилась фотосъемка обросших растений базифита, крупных эпифитов и микроскопических эпифитов (микрофотосъемка). Измеряли биомассу крупных эпифитов. Проективное покрытие определяли глазомерно на отдельных участках слоевища. Встречаемость оценивали как отношение числа растений базифита, на которых встречается данный эпифит, к общему числу растений, имеющих макрофитообрастание. Обилие видов определяли по шкале Браун-Бланке: «r — вид чрезвычайно редок с незначительным покрытием; + — вид встречается редко, степень покрытия мала; 1 — число особей велико, степень покрытия мала или особи разрежены, но покрытие большое; 2 — число особей велико, проективное покрытие от 5 до 25 %; 3 — число особей любое, проективное покрытие от 25 до 50 %; 4 — число особей любое, проективное покрытие от 50 до 75 %; 5 — число особей любое, покрытие более 75 %» (Миркин и др., 1989: 207). При анализе биоморф использовали терминологию, принятую отечественными альгологами (Петров, 1974; Виноградова, 1989, 1990).

Результаты и их обсуждение

Обрастанию подвергаются преимущественно наиболее старые растения популяции. Всего на *L. hyperborea* отмечено 44 вида эпифитирующих макрофитов (табл. 1). Зеленые водоросли представлены 9 видами, которые составляют 20.5 % от общего числа видов синузии. За исключением микроскопического амфиэпифита *Pseudopringsheimia fucicola* (см. таблицу-вклейку, *1*), это редкие виды. Больше всего видов *Chlorophyta* отмечено на пластине (7), меньше всего — на ризоидах (3) (табл. 1).

Группа бурых водорослей более разнообразна — 15 видов, которые составляют 34 % от общего числа видов синузии. Среди них редких видов значительно мень-

ТАБЛИЦА 1

Обилие эпифитов, произрастающих на разных частях слоевищ *Laminaria hyperborea* из Баренцева и Белого морей

Виды	Участки слоевища *L. hyperborea*		
	ризоиды	стволик	пластина
Chlorophyta			
Ulothrix pseudoflacca Wille	+	+	+
Pringsheimiella scutata (Reinke) Marschew.		1	r
Pseudopringsheimia fucicola (Rosenv.) Wille	+	5	r
Acrosiphonia centralis (Lyngb.) Kjellm.			+
Acrosiphonia incurva Kjellm.	+		
Spongomorpha aeruginosa (L.) Hoek		r	
Protomonostroma undulatum (Wittr.) Vinogr.			r
Capsosiphon fulvescens (Ag.) S. et G.			r
Ulvaria obscura (Kütz.) Gayral		+	+
Phaeophyta			
Pilayella varia Kjellm.		4	1
Pilayella litoralis (L.) Kjell.		1	1
Ectocarpus confervoides (Roth) Le Jolis		2	1
Ectocarpus fasciculatus Harv.		+	
Laminariocolax tomentosoides (Farl.) Kylin.		3	1
Microspongium globosum (Reinke) Kyl.			+
Desmarestia viridis (Müll.) Lamour.		r	
Haplospora globosa Kjellm.			r
Sphacelaria plumosa Lyngb.	1		
Litosiphon filiformis (Reinke) Batters			+
Fosliea curta (Foslie) Reinke		1	1
Laminaria digitata (Huds.) Lamour.	1—2	1—2	1
L. hyperborea (Gunnerus) Fosslie	1—2	1—2	1
L. saccharina (L.) Lamour.	1—2	1—2	1
Alaria esculenta (L.) Grev.	1—2	1—2	1
Rhodophyta			
Porphyra amplissima (Kjellm.) Setch. et Hus.		1	1
Acrochaetium secundatum (Lyngb.) Nageli		r	
aff. *Colaconema daviesii* (Dillw.) Stegenga		3	+
Audouinella efflorescens (J. Ag.) Papenf.		1	+
Peyssonellia sp. ster.	1	5	
Peyssonellia rosenvingii Schmitz ster.		+	
Rhodophysema elegans (P. Crouan & Crouan ex J. Agardh) P. S. Dixon		+	+
Corallinaceae Lamouroux		+	
Euthora cristata (L.) J. Ag.	1	1	
Fimbrifolium dichotomum (Lepech.) Hanson	1	1	
Palmaria palmata (L.) Kuntze		3	1
Meiodiscus spetsbergense (Kjellm.) G. W. Saunders et McLachlan	1	4	1
Antithamnionella flocossa (Müll.) Whittick		r	
Scagelia pylaisei (Mont.) Winne		r	
Ptilota gunneri Silva, Maggs et Irvine in Maggs, Hommersand	2—4	4	1
Membranoptera alata (Huds.) Stackh.		r	

Виды	Участки слоевища *L. hyperborea*		
	ризоиды	стволик	пластина
Phycodrys rubens (L.) Batt.	1	1	
Polysiphonia urceolata (Lightf.) Grev.	+	1	
P. arctica J. Ag.	+	1	
Odonthalia dentata (L.) Lyngb.	1	1	
Число видов	17	36	26

ше, а представители порядков *Ectocarpales* (см. таблицу-вклейку, *2*) и *Laminariales* (см. таблицу-вклейку, *3*) достаточно обильны, при этом проростки ламинариевых развиваются на всех участках базифита, а эктокарповые предпочитают стволики и пластины (табл. 1).

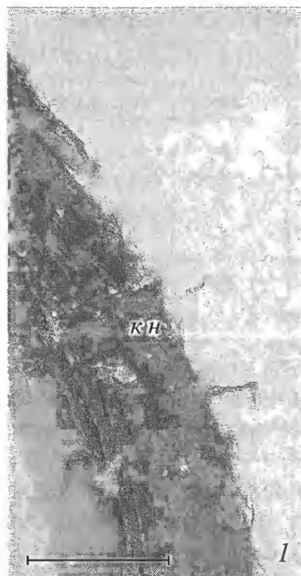
В нашем исследовании, как и в других работах, посвященных эпифлоре ламинариевых (Блинова, 1965б; Гемп, 1967; Schultze et al., 1990), красные водоросли отличаются максимальным видовым разнообразием: 20 видов, составляющих 45.5 % от общего числа видов синузии (см. таблицу-вклейку, *3—6*; рисунок, *1—3*). Багрянки включают в себя как редкие, так и массовые виды. Максимальное количество видов (20) отмечено на стволиках (табл. 1), некоторые из них достигают здесь массового развития.

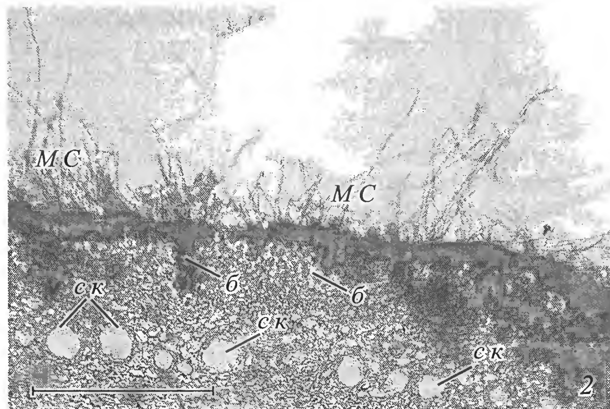
Анализ жизненных форм показал, что половина выявленных эпифитов является многолетними водорослями. Они приурочены к ризоидам и стволику — многолетним частям слоевища-хозяина. Среди них 2 вида — известковые хамефиты (корковые водоросли); 4 вида — неизвестковые, так называемые «мягкие корки» (см. таблицу-вклейку, *1*, *5*; рисунок, *3*); 7 видов кустистых и 8 видов пластинчатых гемифанерофитов. Среди однолетних водорослей большинство имеют тонконитевидную структуру. Подавляющее большинство эпифитов (91 %) по способу взаимодействия с тканями хозяина — голоэпифиты, 4 вида — амфиэпифиты. Преобладают факультативные эпифиты, 5 видов являются облигатными эпифитами.

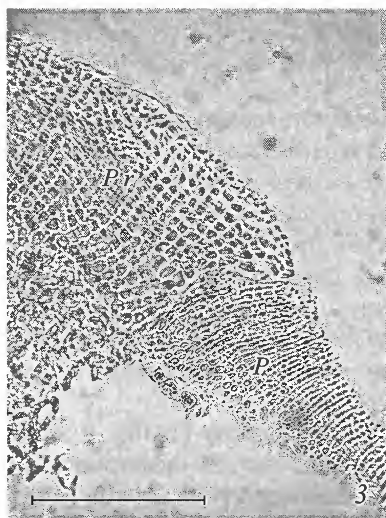
Проведенный анализ биоморф по системе Ю. Е. Петрова (1974), в которой используются преимущественно терминология и дефиниции Фельдмана (Feldmann, 1937), не эффективен для понимания роли отдельных видов в синузии. Рассмотрим особенности обрастания различных участков слоевищ базифита.

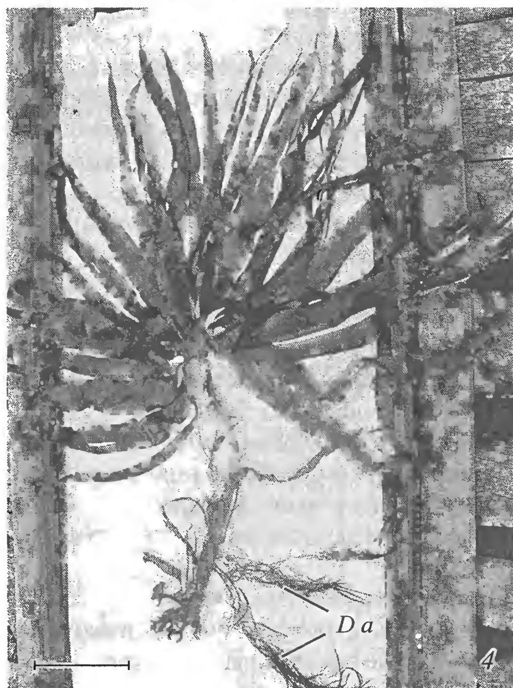
В ассоциациях ламинариевых состав эпифитов на **ризоидах** соответствует видовому составу водорослей второго яруса ламинариевых фитоценозов (Успенская, 1963; Блинова, 1965б; Гемп, 1967; Михайлова, 1996). В нашем материале на ризоидах отмечено 17 видов (табл. 1). Облигатные эпифиты здесь практически не встречаются. Более того, на ризоидах *L. hyperborea* часто вообще не обнаруживаются эпифиты (см. таблицу-вклейку, *6*), что связано со значительным затенением, образуемым листовыми пластинами.

На **пластинах** развиваются преимущественно тонконитевидные (табл. *2*) или микроскопические виды из семейств *Ectocarpaceae* и *Myrionemataceae*. Остальные макрофиты поселяются на более старых участках пластин, как правило, находятся в ювенильной стадии и зрелого состояния не достигают, поскольку однолетняя пластина ламинариевых представляет собой недолговечный субстрат. Тем не менее на пластине отдельных растений можно встретить до 21 вида, всего на пластинах обнаружено 26 видов (табл. 1). Из них облигатными являются: *Litosiphon fili-*









Эпифиты стволиков *Laminaria hyperborea*.

1 — красный бархатистый налет на стволиках, *2* — красные нитчатки на поперечном срезе стволика, *3* — соприкосновение 2 видов красных корковых водорослей, *4* — общий вид взрослого растения *L. hyperborea* с обрастанием стволика. *с к* — слизистые каналы в стволике *L. hyperborea*; *D a* — *Desmarestia aculeata*; *P r* — *Peyssonellia rosenvingii*; *М С* — смешанное поселение *Meiodiscus spetsbergensis* и aff. *Colaconema daviesii*; *б* — базальная часть амфиэпифита aff. *Colaconema daviesii*. Остальные обозначения, как на таблице-вклейке. Масштабные линейки: *1* — 1 см, *2* — 300 мкм, *3* — 200 мкм, *4* — 25 см.

formis, *Fosliea curta*, *Laminariocolax tomentosoides*, *Microspongium globosum*. Среди факультативных эпифитов на пластинах наиболее часто встречаются виды *Ectocarpus confervoides*, *Pilayella littoralis* и *P. varia*.

Наибольшее число эпифитов сосредоточено на **стволиках** — 36 видов (см. таблицу-вклейку, *1*, *3—5*; рисунок, *1—4*). Более того, именно в этой многолетней части слоевища базифита они могут развиваться в массе. Стареющие участки стволика становятся шероховатыми и грубыми и представляют собой благоприятный суб-

страт для многочисленных эпифитов. Некоторые эпифиты способствуют старению и разрушению поверхностных тканей базифита.

По размерам и морфологии слоевищ эпифиты стволиков *L. hyperborea* подразделяются на 5 групп. К **I группе** относятся виды с крупными слоевищами, высота их может достигать 100 см и более, биомасса — нескольких сот граммов. Преимущественно это ламинариевые водоросли (*Laminaria saccharina*, *L. digitata*, *L. hyperborea*, *A. esculenta*) (см. таблицу-вклейку, *3*). К этой же группе относятся *Desmarestia aculeata* (см. рисунок, *4*) и *D. viridis*. Их обилие удобно оценивать в единицах массы.

Ко **II группе** относятся кустистые багрянки *Ptilota gunneri*, *Palmaria palmata*, *Euthora cristata*, *Fimbrifolium dichotomum*, *Pantoneura baerii*, *Phycodrys rubens*, *Odonthalia dentata*, *Polysiphonia urceolata*, *P. arctica* и др. Высота их может составлять 10—15 см, биомасса — несколько десятков граммов (см. таблицу-вклейку, *3*). Обилие можно оценивать в единицах массы и величиной проективного покрытия.

К **III группе** относятся бурые нитчатки *Pilayella varia*, *P. littoralis*, *Ectocarpus confervoides*, *E. fascilatus*, *Laminariocolax tomentosoides*, *Fosliea curta*, *Litosiphon filiformis*, *Haplospora globosa*. Высота — до 2—3 см, биомасса — до нескольких граммов (см. таблицу-вклейку, *2*). Обилие лучше оценивать величиной проективного покрытия (см. таблицу-вклейку, *4*), при массовом развитии можно измерять биомассу (см. таблицу-вклейку, *2*). В этой группе обилие конкретных видов определить довольно сложно, так как идентифицируются они только при микроскопическом исследовании. Поэтому в большинстве случаев биомасса и проективное покрытие оценивается не у одного вида, а у совокупности наиболее массовых видов.

К **IV группе** относятся красные микроскопические нитчатки, формирующие бархатистый налет на стволиках ламинарий — *Meiodiscus spetsbergense*, aff. *Colaconenma daviesii*, *Audouinella efflorescens* (см. таблицу-вклейку, *4*; рисунок, *1*, *2*). Высота — до 0.1 см. Это водоросли микроскопических и субмикроскопических размеров, их вертикальные нити растут не раскидистыми кустиками, а скорее «частоколом» (см. рисунок, *2*). Их биомассу определить практически невозможно, поэтому для оценки обилия более всего пригодна величина проективного покрытия, причем не всегда ясно — какая, горизонтальная или вертикальная, часть слоевища оценивается.

К **V группе** относятся корковые водоросли *Pseudopringsheimia fucicola* (см. таблицу-вклейку, *1*), *Peyssonellia* sp. (см. таблицу-вклейку, *5*; рисунок, *3*), *P. rosenvingii* (см. таблицу-вклейку, *5*; рисунок, *3*), *Rhodophysema elegans*, неидентифицированный вид из сем. *Corallinaceae* (предположительно, *Clathromorphum* sp.) (см. таблицу-вклейку, *4*). Высота — до 300 мкм. Обилие оценить можно только по величине проективного покрытия (см. таблицу-вклейку, *5*).

Максимальные биомассы формируют факультативные эпифиты первых 2 групп (табл. 2), прикрепляющиеся к базифиту подошвой или ризоидами. Основная по массе часть таких эпифитов размещается в слое воды, ближайшем к растению-базифиту (см. таблицу-вклейку, *3*, *4*; рисунок, *4*). Поселяясь эпифитно, эти водоросли оказываются в условиях улучшенного водообмена и освещения. При массовом развитии их слоевища смыкаются и переплетаются, образуя густую «крону» с проективным покрытием стволика базифита до 40—60 %. Как правило, они образуют раздельные поселения на разных участках стволика или на разных растениях. В исследованиях, проведенных у берегов Великобритании, показано, что распределение багрянок на стволиках *L. hyperborea*, их обилие и количествен-

ТАБЛИЦА 2

Значения показателей обилия массовых видов макроэпифитов *Laminaria hyperborea*

Категория	Вид	Встречаемость	Максимальная биомасса, г	Максимальное проективное покрытие, %	Обилие по шкале Браун-Бланке
I	*Laminaria saccharina*	0.44	> 100	—	1
	L. digitata	0.33	> 100	—	1
	L. hyperborea	0.33	> 100	—	1
	Alaria sculenta	0.33	> 100	—	1
II	*Ptilota gunneri*	1.00	80	60	4
	Palmaria palmata	0.56	50	40	3
III	*Pilayella varia*	0.89	5	75	4
	Laminariocolax tomentosoides	0.78	—	40	3
	Ectocarpus confervoides	0.78	—	15	2
IV	*Meiodiscus spetsbergense*	0.78	—	70	4
	aff. *Colaconema daviesii*	0.78	—	60	3
V	*Pseudopringsheimia fucicola*	1.00	—	95	5
	Peyssonellia sp.	0.89	—	100	5

ный состав определяются глубиной произрастания базифита: *Palmaria* предпочитает селиться на глубине 1—2 м в верхних частях стволиков, *Ptilota* растет в нижних частях стволика на глубине 1—2 м и в средних частях — на глубинах 6—10 м, *Membranoptera* и *Phycodrys* обрастают нижние участки стволиков в диапазоне глубин от 1 до 10 м, а на глубине 12 м покрывают стволики почти целиком (Smith, 1967; Whittick, 1983). В нашем материале также наиболее массовыми являются эпифиты II группы: *Palmaria palmata* и *Ptilota gunneri* (см. таблицу-вклейку, *3*), их обилие по шкале Браун-Бланке оценивается 4 и 3 соответственно (табл. 2).

Наиболее обильный эпифит III группы *Pilayella varia* формирует густые дерновинки в средних частях стволика базифита. Облигатный амфиэпифит *Laminariocolax tomentosoides* предпочитает селиться в верхних частях слоевища базифита — на пластинах и на верхних участках стволика, массовые его скопления отмечаются нечасто.

Массовые эпифиты IV группы — *Meiodiscus spetsbergense* и aff. *Colaconema daviesii* (табл. 2) — нередко образуют совместные поселения (см. рисунок, *1*, *2*).

Зеленый корковый облигатный амфиэпифит V группы *Pseudopringsheimia fucicola* (табл. 2; см. таблицу-вклейку, *1*) встречен на всех обросших растениях *L. hyperborea*. Он внедряется в ткани базифита, разрушает поверхностную структуру стволика (см. таблицу-вклейку, *1*), повышает шероховатость и способствует закреплению других эпифитов.

Корковый эпифит *Peyssonellia* sp. (V группа) не имеет признаков ни одного из известных видов, обнаружен только в стерильном состоянии (см. рисунок, *3*). Этот массовый эпифит стволиков (см. таблицу-вклейку, *5*) и ризоидов старых растений *L. hyperborea* (табл. 2) формирует сплошную корку, в нижних частях муфтой охватывая стволики. В отличие от *Pseudopringsheimia fucicola* на *Peyssonellia* sp. в большинстве случаев не поселяются другие эпифиты (см. таблицу-вклейку, *5*): поверхность базифита оказывается под коркой, а сам эпифит, по-видимому, обладает выраженной альгицидной активностью. Изредка на нем встречается другой частично обызвествленный вид того же рода, широко распространенный в райо-

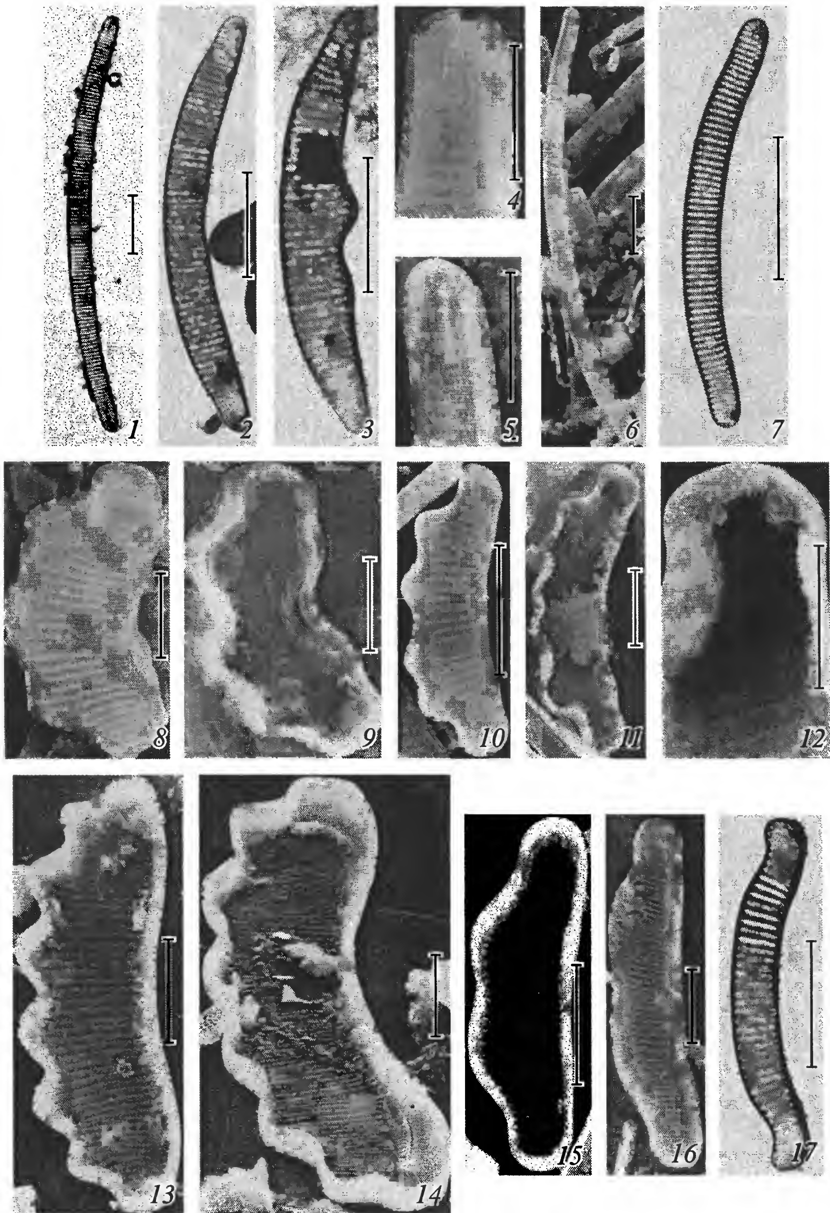


Таблица I.

1—4 — ***Eunotia bilunaris*** **var.** ***bilunaris***: *4* — строение шва с наружной поверхности: *5—7* — ***E. bilunaris*** **var.** ***mucophila***: *5* — строение шва и двугубый вырост с внутренней поверхности створки; *8—12* — ***E. crista-galii***: *12* — строение шва и двугубый вырост; *13*, *14* — ***E. diadema***: *14* — тератология строения шва с внутренней поверхности; *15*, *16* — ***E. diodon***; *17* — ***E. exigua***. *1—3*, *7*, *17* — ТЭМ; *4—6*, *8—16* — СЭМ; *4*, *8*, *10*, *16* — створки с наружной поверхности; *5*, *6*, *9*, *11—15* — створки с внутренней поверхности. Масштабные линейки, мкм: *4*, *5*, *8*, *9*, *12* — 5; *1—3*, *6*, *7*, *10*, *11*, *13—17* — 10.

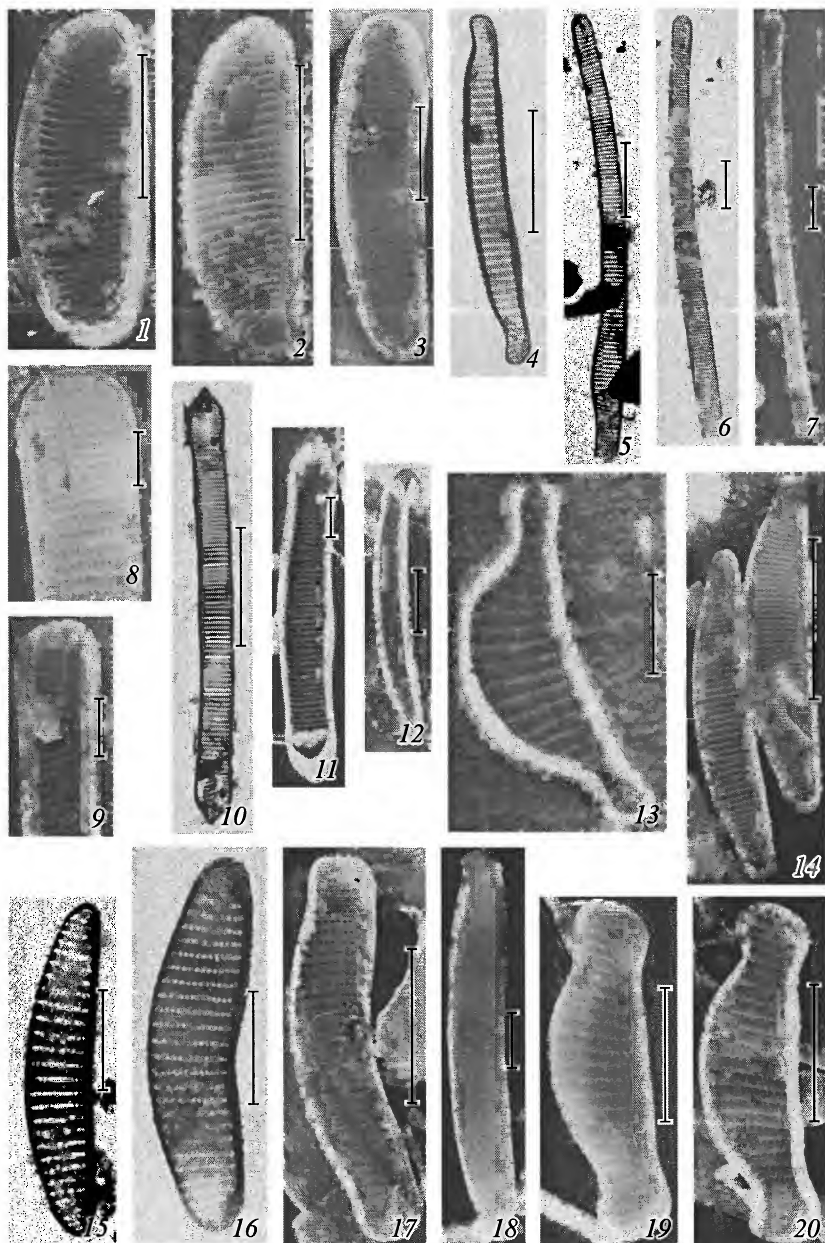


Таблица II.

1—3 — ***Eunotia faba***; *4* — ***E. fallax***; *5—9* — ***E. flexuosa***; *8* — строение шва с наружной поверхности, *9* — строение шва и двугубый вырост с внутренней поверхности; *10, 11* — ***E. formica***; *12* — ***Eunotia*** cf. ***glacialis***; *13* — ***E. iatriaensis***; *14* — ***E. incisa***; *15, 16* — ***E. intermedia***; *17* — ***Eunotia*** cf. ***kruegeri***; *18* — ***E. lapponica***; *19, 20* — ***E. meisteri***. *1—3, 7—9, 11—14, 17—20* — СЭМ; *4—6, 10, 15, 16* — ТЭМ. *1, 3, 9, 11—14, 17, 20* — створки с внутренней поверхности; *2, 7, 8, 18, 19* — створки с наружной поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1, 2 4—7, 10—12, 14, 18* — 10; *3, 8, 9, 13, 15—17, 19, 20* — 5.

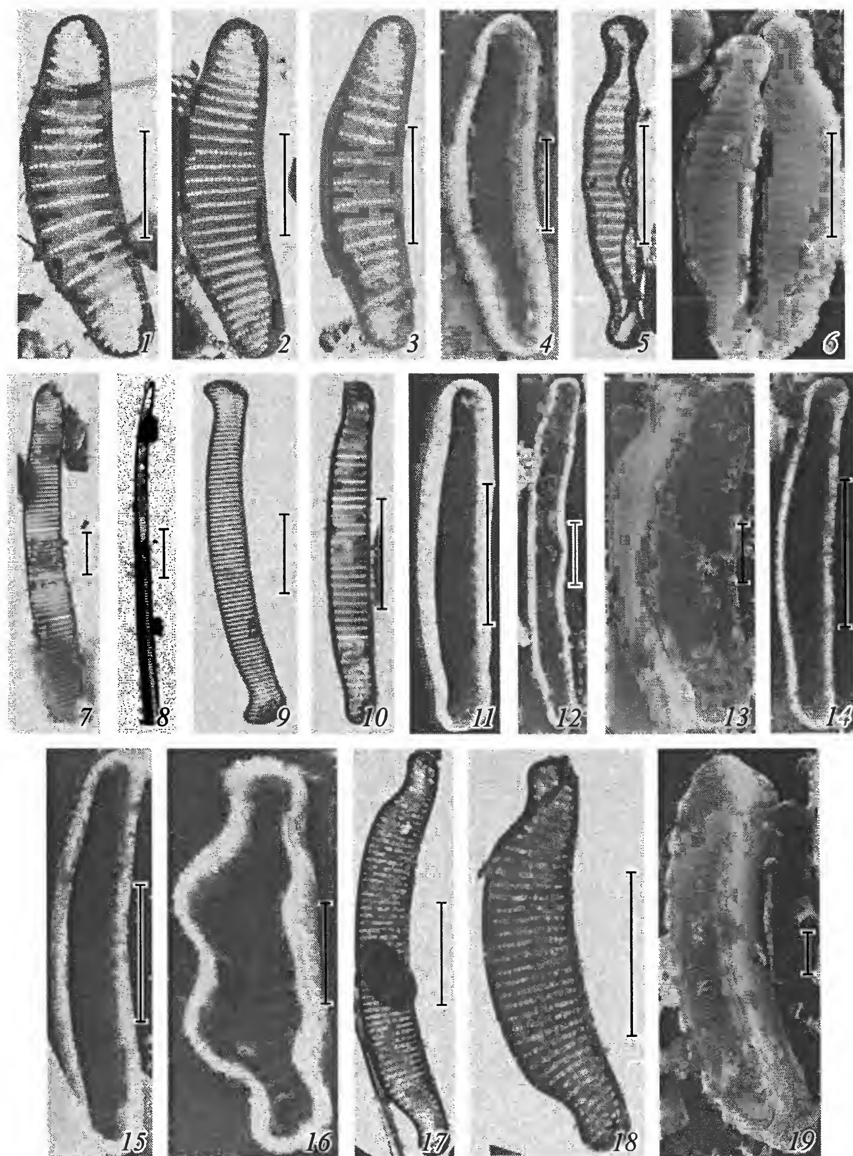


Таблица III.

1—4 — *Eunotia michaelis*; *5, 6* — *E. microcephala*; *7* — *E. monodon*; *8* — *E. naegelii*; *9* — *E. nymanniana*; *10, 11* — *E. paludosa*; *12* — *E. pectinalis* var. *ventralis*; *13* — *E. praerupta*; *14, 15* — *E. rhomboidea*; *16* — *E. satelles*; *17, 18* — *E. septentrionalis*; *19* — *E. serra*. *1—3, 5, 7—10, 17, 18* — ТЭМ; *4, 6, 11—16, 19* — СЭМ. *4, 11, 12, 14—16* — створки с внутренней поверхности; *6, 13, 19* — створки с наружной поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1—6, 10, 11, 16* — 5; *7—9, 12—15, 17—19* — 10.

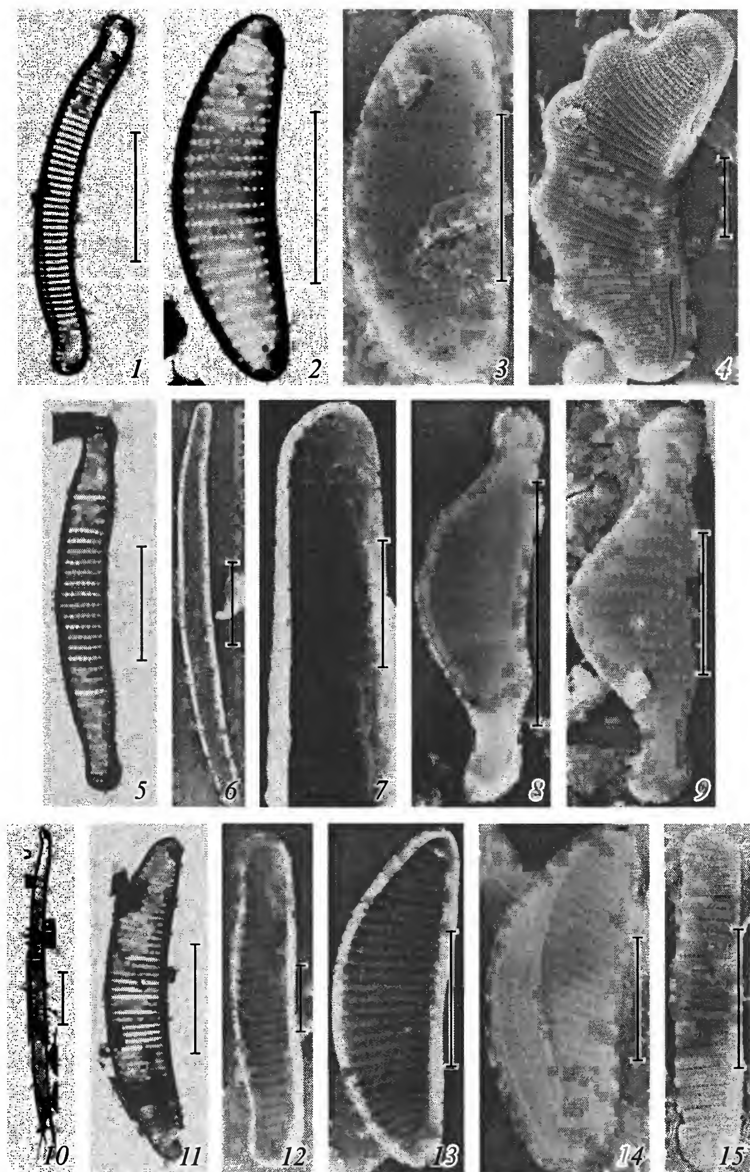


Таблица IV.

1 — ***Eunotia steineckei***; *2, 3* — ***Eunotia*** cf. ***subarcuatoides***; *4* — ***E. tetraodon***; *5* — ***E. trinacria***; *6, 7* — ***Eunotia*** sp. 1; *8, 9* — ***Eunotia*** sp. 2; *10* — ***Eunotia*** sp. 3; *11* — ***Eunotia*** sp. 4; *12* — ***Eunotia*** sp. 5; *13, 14* — ***Eunotia*** sp. 6; *15* — ***Eunotia*** sp. 7. *1, 2, 5, 10, 11* — ТЭМ; *3, 4, 6—9, 12—15* — СЭМ. *3, 4, 8, 9, 14, 15* — створки с наружной поверхности; *6, 7, 12, 13* — створки с внутренней поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1, 4, 6, 10, 11, 15* — 10; *2, 3, 5, 7—9, 12—14* — 5.

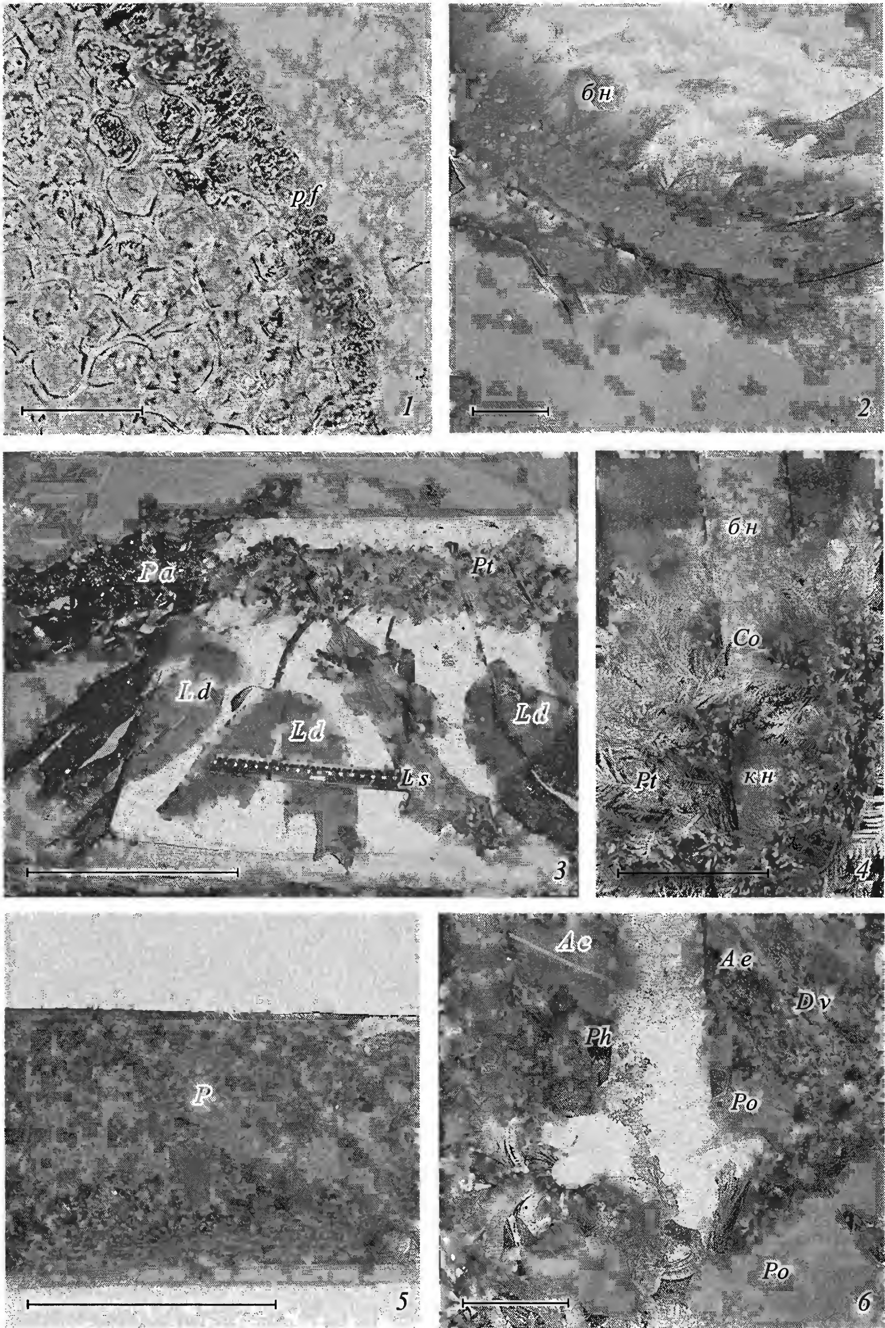


Таблица. Эпифиты разных участков слоевищ *Laminaria hyperborea*.

1 — корковый зеленый микроскопический амфиэпифит *Pseudopringsheimia fucicola* (*P f*) на поперечном срезе стволика базифита; *2* — обрастание лопастей пластин базифита; *3—5* — эпифиты стволиков базифита; *6* — эпифиты ризоидов. *б н* — бурые нитчатки; *L d* — *Laminaria digitata*; *L s* — *L. saccharina*; *Pa* — *Palmaria palmata*; *Pt* — *Ptilota gunneri*; *Co* — сем. *Corallinaceae*; *к н* — красные нитчатки; *P* — *Peyssonellia* sp.; *Ph* — *Phycodrys rubens*; *Po* — *Porphyra amplissima*; *D v* — *Desmarestia viridis*; *Ae* — *Alaria esculenta*. Масштабные линейки: *1* — 30 мкм; *2*, *4—6* — 3 см; *3* — 20 см.

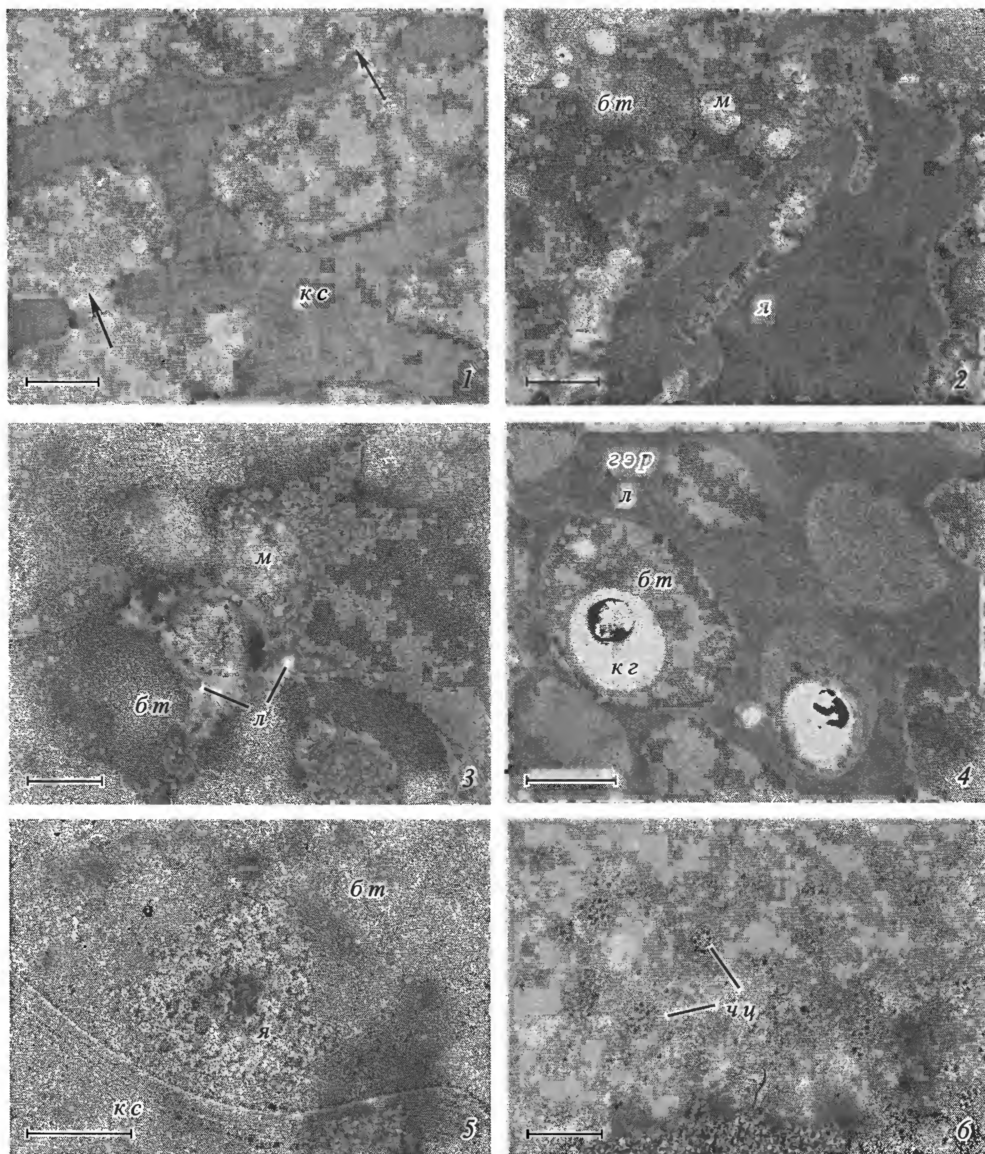


Таблица I. Ультраструктура клеток эндосперма сухого семени *Tulipa tarda* (*1—4*) и после 24 ч замачивания в тепле (*5*, *6*).

1 — общий вид клеток эндосперма; стрелками показаны первичные поры с плазмодесмами; *2—6* — фрагменты клеток эндосперма, *б т* — белковое тело, *г э р* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *к г* — кристаллический глобоид, *к с* — клеточная стенка, *л* — липиды, *м* — митохондрия, *ч ц* — чашевидная цистерна, *я* — ядро. Масштабные линейки, мкм: *1* — 10; *2*, *4* — 1; *3* — 0.5; *5* — 5; *6* — 0.25.

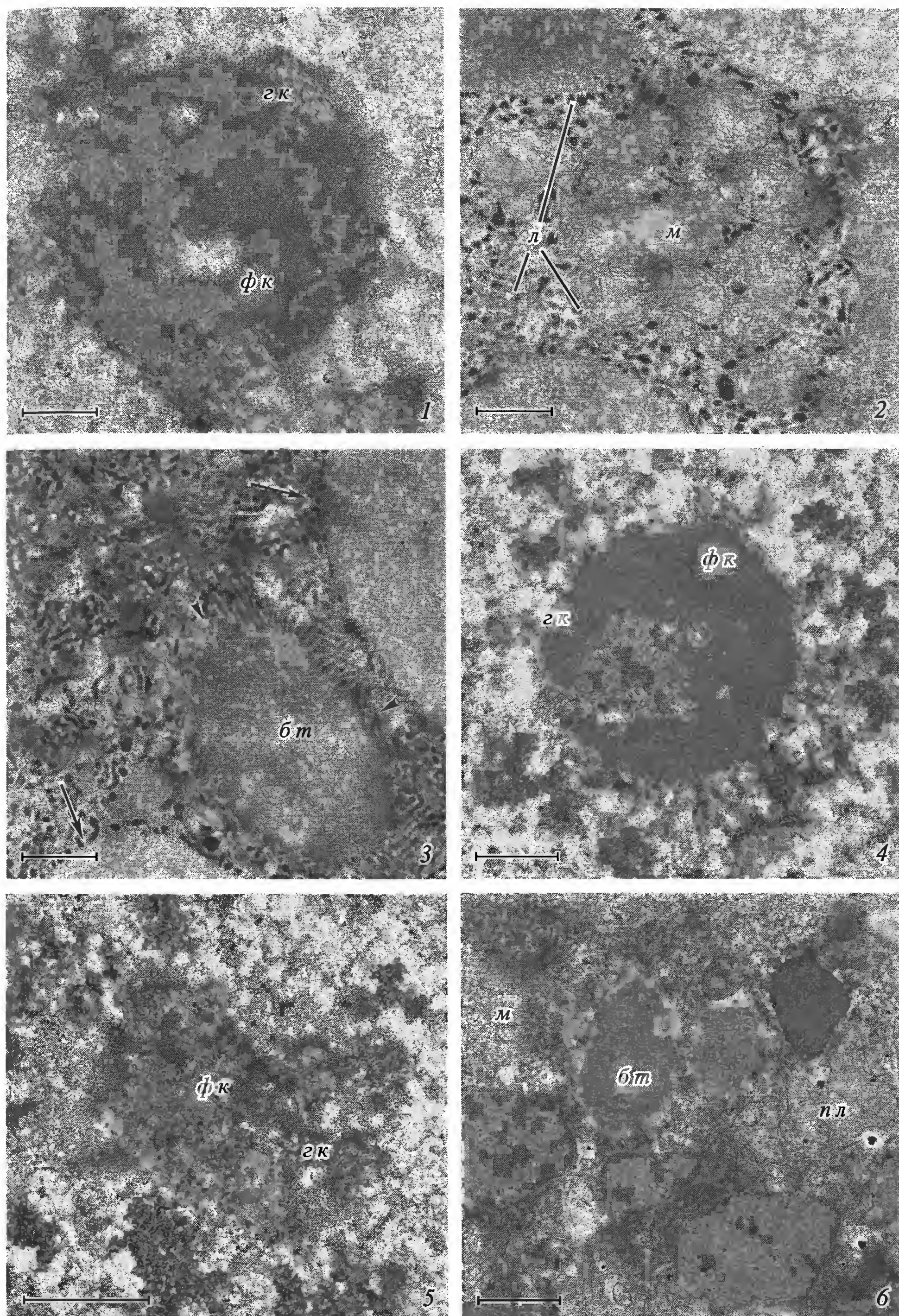


Таблица II. Ультраструктура клеток эндосперма после 72 ч холодной стратификации (*1*—*3*) и 20 дней теплой (*4*) и холодной (*5*, *6*) стратификации семени *Tulipa tarda*.

1, *4*, *5* — ядрышко; *2* — скопление митохондрий; *3* — липидные включения сферической формы, прилегающие к белковым телам (показаны стрелками), и липидные включения удлиненной червеобразной формы, которая становится явной на скользящем срезе белкового тела (показаны головками стрелок); *6* — фрагмент клетки эндосперма. *г к* — гранулярный компонент, *пл* — пластида, *ф к* — фибриллярный компонент. Остальные обозначения те же, что и в табл. I. Масштабные линейки, мкм: *1*—*4* — 0.5; *5* — 1; *6* — 2.

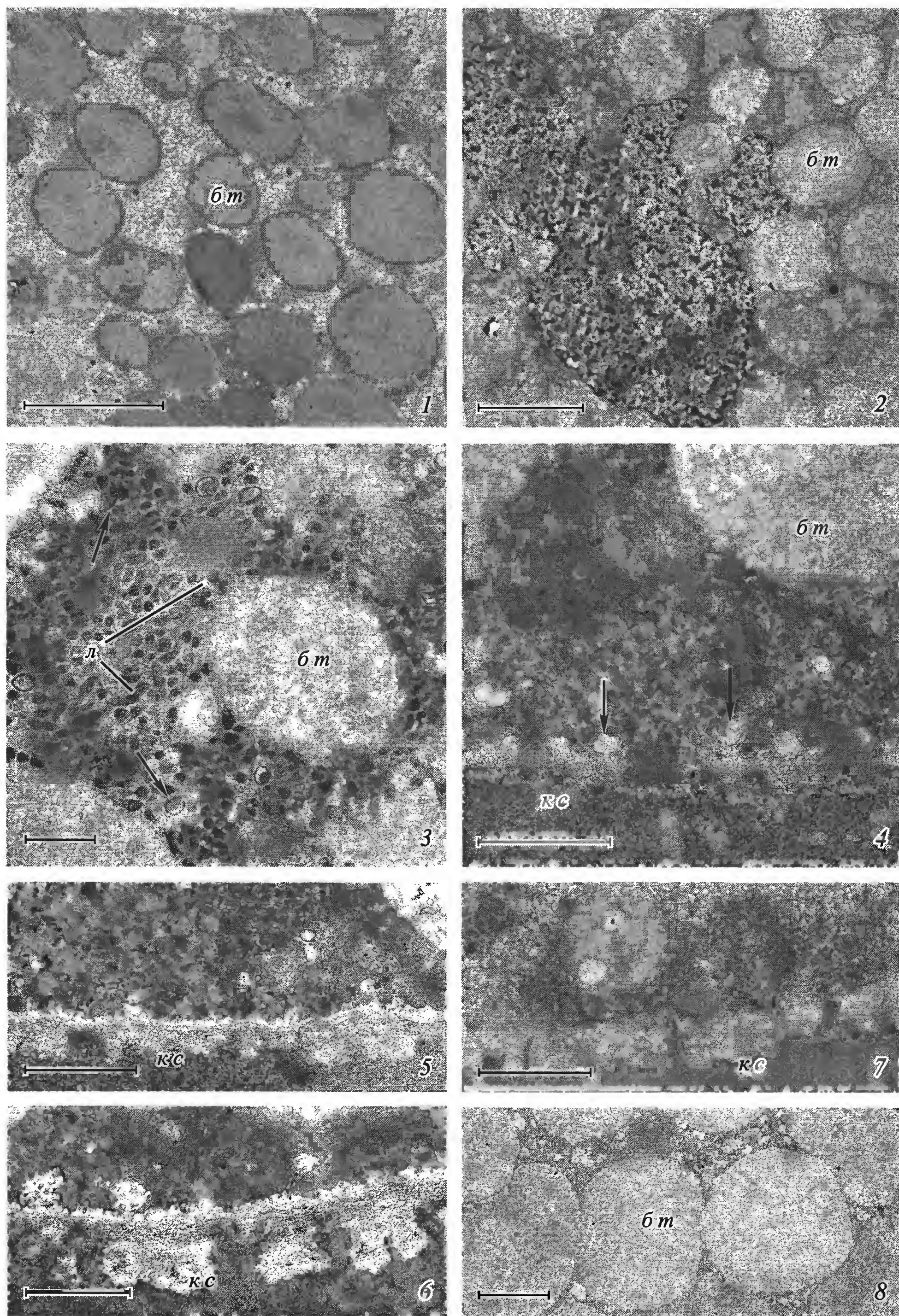


Таблица III. Ультраструктура клеток эндосперма после 42 дней теплой (*1*), 42 дней (*2—6*) и 70 дней холодной (*7—8*) стратификации семени *Tulipa tarda*.

1, *2* — фрагменты клеток эндосперма; *3* — липидные включения и чашевидные цистерны (показаны стрелками); *4* — пузырьки, находящиеся около и сливающиеся с плазмалеммой (показаны стрелками); *5—7* — клеточная стенка; *8* — белковые тела. Обозначения те же, что и в табл. I и II. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2* — 4; *3* — 0.5; *4—6* — 1; *7*, *8* — 2.

не исследований, но не так часто растущий эпифитно — *Peyssonellia rosenvingii* (см. рисунок, *3*). Обнаружение корковых кораллиновых на стволиках *L. hyperborea* объяснимо: эти медленно растущие водоросли могут существовать только на долго существующем субстрате, и именно стволики *L. hyperborea* могут сохраняться около двух десятков лет.

Часто отмечалось, что эпифиты не связаны с определенным хозяином (Успенская, 1963; Блинова, 1965б; Гемп, 1967). В то же время подтверждается мнение F. Tobler (1909) о том, что каждый вид ламинариевых имеет свою эпифлору. Наибольшее количество эпифитов поселяется на водорослях с более длительным циклом развития (Tokida, Jama, 1960). Так, эпифлора *L. saccharina*, выращиваемого в двухгодичном цикле на плантации в Белом море, включает 15 видов-макроэпифитов, на плантации в Баренцевом море — 24 вида. В природных популяциях *L. saccharina* из Баренцева моря, где можно встретить более старые, 3-, 4- и даже 5-летние растения, список эпифитов насчитывает 30 видов. В беломорской ассоциации L. saccharina + L. digitata отмечено 25 видов эпифитов. Видовое богатство этой синузии определяется главным образом базифитом *L. digitata*, спорофиты которого живут до 11, реже 13 лет. В Баренцевом море эпифлора *L. digitata* насчитывает 31 вид (Михайлова, 1996, 2000: неопубликованные данные Т. А. Михайловой). По данным настоящего исследования, на растениях *L. hyperborea*, способных жить в природе до 18—20 лет, обнаружено 44 вида эпифитирующих водорослей.

Водоросли-эпифиты не связаны с базифитом тесными обменными процессами. Даже амфиэпифиты, т. е. виды, проникающие в ткани хозяина, не видоспецифичны по отношению к базифиту. Поэтому специфику видового состава синузии макроэпифитов как совокупности видов, приуроченной к определенному базифиту, следует связывать не собственно с видом-базифитом как таковым, обладающим уникальными биохимическими свойствами, а с длительностью жизни наиболее долго сохраняющейся в онтогенезе части слоевища. В частности, особенности видового состава эпифитных синузий разных видов ламинариевых определяются длительностью жизни стволика спорофита. Ризоиды ламинариевых являются более лабильной во времени структурой, поскольку на них постоянно формируются новые мутовки, а старые отмирают или покрываются илом. У стволиков же нарастание поверхностных тканей с возрастом приостанавливается, а отмирания практически не наблюдается. Таким образом, синузию эпифитов *L. hyperborea* можно рассматривать в качестве консорции; стволик базифита является центром или ядром, с которым связан характерный для данного вида комплекс массовых эпифитов.

Консорция эпифитов *L. hyperborea* — это своеобразный фитоценоз, аналогичный донным, только повернутый на 90°. Как в большинстве фитоценозов, виды в этой консорции размещены по ярусам. В 1-м ярусе находятся эпифиты I группы, во 2-м — эпифиты II и III групп, в 3-м — эпифиты IV группы, а в самом нижнем, 4-м ярусе, — корковые водоросли V группы. При массовом развитии эпифитов отдельных ярусов наблюдается выпадение других ярусов. Так, если в 1-м ярусе ламинариевые обильны, то под ними красные водоросли 2-го яруса почти не встречаются; или если стволик полностью покрыт пейсонелией (корка 4-го яруса), то на ней, как правило, не поселяются эпифиты верхних ярусов.

Комплекс из 13 массовых видов (табл. 2) составляет 30 % от объема всей консорции. Остальные виды встречаются нечасто (табл. 1).

Попытки выделить физиономические типы эпифитов, разобраться в пространственной организации синузии, используя фитоценологический подход, вы-

деление ярусов внутри синузии, определение доминантов каждого яруса с учетом различных показателей обилия позволяют сделать предварительную оценку роли отдельных видов эпифитов в жизнедеятельности базифита и фитоценоза в целом.

Крупные водоросли, формирующие своеобразные «заросли» на стволиках ламинарий (эпифиты I, II и III групп), создают специфическую среду, влияющую на обменные процессы самого базифита и обеспечивающую *убежище* и *пищу* для оседлого и мигрирующего макро- и мейозообентоса. Более тесно ассоциированные с базифитом, «прижатые» к нему эпифиты IV и V групп влияют на дальнейшее обрастание: способствуя или препятствуя *прикреплению* таких же микро- и мелких макроэпифитов растительного, животного и бактериального происхождения. Все эпифиты в целом значительно увеличивают площадь обитаемой поверхности на слоевище ламинарии.

Часто встречаются примеры многоэтажного эпифитизма. Чем дольше сохраняется субстрат, тем больше этажей эпифитов можно наблюдать. Наибольшим количеством этажей эпифитов отличается стволик ламинарии. Более того, встречаются виды, которые растут только на эпифитах *L. hyperborea*. Это увеличивает видовое богатство синузии, хотя к основному базифиту такие виды имеют только косвенное отношение. Так, на птилоте, растущей на стволике, обнаружены *Leptonematella fasciculata* (Reinke) Silva, *Myrionema corunnae* Sauvageau и aff. *Harveyella mirabilis* (Reinsch) Schmitz et Reinke, на пальмарии отмечен *Acrochaetium virgatulum* (Harv.) J. Ag., на ламинарии сахаристой — *Acrochaetium alaria* (Jónss.) Borg., а в хитиновой оболочке мшанки — зеленый эндозоид *Entocladia flustrae* (Reinke) Batt. За счет этих представителей состав синузии возрос до 50 видов. Формируя новые экологические ниши, синузия эпифитов существенно увеличивает видовое разнообразие и продуктивность сообществ бентосных водорослей, усиливает обменные процессы в биоценозах.

Наиболее богата флора эпифитов у самых старых представителей популяций *L. hyperborea*. Естественно, что на растениях, имеющих развитую синузию эпифитов, находят прибежище многочисленные беспозвоночные (Schultze et al., 1990; Christie et al., 1998; Norderhaug, Christie, 2002; Jorgensen, Christie, 2003; Waage-Nielsen et al., 2003; Norderhaug, 2004). В Норвегии промысел водорослей в естественных сообществах ведется с сохранением запасов, биомассы и плотности поселений растений заготавливаемого вида. Тем не менее очевидно, что частота промысла раз в 5—6 лет (Christie et al., 1998) приводит к исчезновению не только самых старых растений: из популяций *L. hyperborea* регулярно удаляется около 70 % представителей возрастного ряда. За 5 лет, т. е. за период, выделенный для восстановления, спорофиты едва успевают достичь состояния зрелости и произвести выброс первых спор в своем жизненном цикле. Норвежскими зоологами установлено, что ассоциированная с ламинариями фауна также не полностью восстанавливается за этот период (Christie et al., 1998). Промысловые участки можно отнести, скорее, к питомникам, где произрастают искусственно обедненные сообщества, вмещающие популяции *L. hyperborea* с редуцированной возрастной структурой, недоразвитой эпифлорой и обедненным видовым составом сопутствующей фауны. Тем самым проведенное исследование эпифитов популяций *L. hyperborea* показывает, как негативно отражается промысел водорослей на биологическом разнообразии естественных сообществ вида.

Выводы

В результате исследования на слоевище *Laminaria hyperborea* отмечено 44 вида макроэпифитов и 6 видов, растущих на его эпифитах. На ризоидах *L. hyperborea* отмечено 17 видов, на стволиках — 36, на пластинах — 26. Специфика состава эпифитов на разных видах *Laminaria* обусловлена длительностью жизни стволика — наиболее долго сохраняющейся в онтогенезе части слоевища. Совокупность эпифитов каждого вида представляет собой консорцию, ядром которой выступает стволик базифита. Для консорции эпифитов *L. hyperborea* свойственна гетерогенность состава и внутренней организации: по морфологии и размерам эпифиты подразделяются на 5 групп, которые слагают 4 яруса консорции. Характерной частью консорции эпифитов *L. hyperborea* является комплекс из 13 массовых видов, которые составляют 30 % от общего числа видов.

Благодарности

Авторы выражают благодарность К. Л. Виноградовой и Л. П. Перестенко за консультации при определении водорослей, А. В. Чабану — за техническую помощь при микрофотосъемке и цифровую обработку фотографий.

Работа выполнена при финансовой поддержке Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) и С.-Петербургского научного центра (СПбНЦ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Блинова Е. И. Вертикальное распределение и количественный учет макрофитов Айновских островов (Баренцево море) // Распределение и состав промысловых водорослей Баренцева моря. Тр. ММБИ. 1965а. Вып. 8. № 12. С. 41—55.

Блинова Е. И. Эпифиты ламинариевых Мурманского побережья Баренцева моря // Распределение и состав промысловых водорослей Баренцева моря. Тр. ММБИ. 1965б. Вып. 8. № 12. С. 56—62.

Виноградова К. Л. Эпифитизм водорослей: уточнение терминологии // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1291—1293.

Виноградова К. Л. Проблема жизненных форм у морских бентосных водорослей // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 454—461.

Гемп К. П. Эпифиты промысловых водорослей Белого моря // Матер. рыбхоз. иссл. Сев. бассейна. Мурманск, 1967. Вып. 9. С. 82—94.

Миркин Б. М., *Розенберг Г. С.*, *Наумова Л. Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.

Михайлова Т. А. Видовой состав водорослей на плантации *Laminaria saccharina* в Белом море // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 42—47.

Михайлова Т. А. Структура и межгодовая динамика ламинариевого фитоценоза в Белом море // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 78—88.

Петров Ю. Е. Принципы выделения жизненных форм у морских водорослей // Новости систематики низших растений. 1974. Т. 11. С. 19—28.

Успенская Г. Д. Некоторые данные к флоре макроэпифитов района Великой Салмы (Кандалакшский залив Белого моря) // Тр. Кандалакшского заповедника. 1963. Вып. 4. С. 274—277.

Christie H., *Fredriksen S.*, *Rinde E.* Regrowth of kelp and colonization of epiphyte and fauna community after kelp trawling at the coast of Norway // Hydrobiologia. 1998. Vol. 375/376. P. 49—58.

Feldmann J. Recherches sur la vegetation marine de la Méditerranée. La côte des Albères // Rev. algol. 1937. T. 10. Fasc. 1. P. 1—339.

Gunnarsson K. Populations de *Laminaria hyperborea* et *Laminaria digitata* (Phéophycées) dans la baie de Breidifjördur, Island // Rit Fiskideildar. 1991. Vol. 12. P. 1—148.

Jorgensen N. M., *Christie H.* Diurnal, horizontal and vertical dispersal of kelp-associated fauna // Hydrobiologia. 2003. Vol. 503. P. 69—76.

Kain J. M. The biology of *Laminaria hyperborea*. VI. Some Norwegian populations // J. mar. biol. Ass. U. K. 1971. Vol. 51. P. 387—408.

Norderhaug K. M. Use of red algae as hosts by kelp-associated amphipods // Mar. Biol. 2004. Vol. 144. P. 225—230.

Norderhaug K. M., Christie H., Rinde E. Colonisation of kelp imitations by epiphyte and holdfast fauna; a study of mobility patterns // Mar. Biol. 2002. Vol. 141. P. 965—973.

Sauvageau C. Laminariales des cotes de France // Mémoires de l'Academie des Science de Paris. 1918. Vol. 56. N 1.

Schoschina E. V. On *Laminaria hyperborea* on the Murman coast of the Barents Sea // Sarsia. 1997. Vol. 82. P. 371—373.

Schultze K., Janke K., Krüß A., Weidemann W. The macrofauna and macroflora associated with *Laminaria digitata* and *L. hyperborea* at the island of Helgoland (German bight, North Sea) // Helgoländer wiss Meeresunters. 1990. Vol. 44. P. 39—51.

Sivertsen K. Cleared areas and re-growth of kelp following harvesting operations at Smøla, country of Møre og Romsdal // Fisken of Havet. 1991. Vol. 1. P. 1—44.

Sjøtun K. Adaptive aspects of growth and reproduction in two North Atlantic *Laminaria* species: Thesis. University of Bergen, Norway. 1995.

Smith R. M. Sublittoral ecology of marine algae on the North Wales coast // Helgol. Wiss. Meeresunters. 1967. Vol. 15. P. 467—479.

Svendsen P. Noen observasjoner over taretraling og gjenvekst av stortate, *Laminaria hyperborea* // Fiskets Gang. 1972. Vol. 22. P. 448—460.

Tobler F. Epiphyten der Laminarien. Botanischen-morphologische Studien // Engler Botanischen Jahrbüchern für Systematik, Pflanzengeschichte / Leipzig, Wilhelm Engelmann. 1909. Bd 44. H. 1. P. 51—90.

Tokida J., Jama T. On organism growing on the *Laminariales* plant // Bull. Jap. Phyc. 1960. Vol. 8. N 1.

Waage-Nielsen E., Christie H., Rinde E. Short-term dispersal of kelp fauna to cleared (kelp-harvested) areas // Hydrobiologia. 2003. Vol. 503. P. 77—91.

Whittick A. Spatial and temporal distribution of dominant epiphytes on the stipes of *Laminaria hyperborea* (Gunn.) Fosl. (*Phaeophyta*: *Laminariales*) in S. E. Scotland // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1983. Vol. 73. P. 1—10.

SUMMARY

Macroepiphytes of *Laminaria hyperborea* of the Barents and the White Seas were investigated in 2005—2006. The species composition of the epiphytes, their frequency, biomass, cover (%), distribution along the host thallus, spatial structure of the epiphyte synusia were studied. 44 species have been recorded on *L. hyperborea*, and 6 species on its epiphytes. Red seaweeds (46 %) dominate. Facultative holoepiphytes prevail. Perennial species make 50 %. 17 species have been found on the rhizoids of *L. hyperborea*, 36 species on its stipes, 26 species on its plates. The specificity of the epiflora of *Laminaria* spp. is caused by longevity of the stipes, the longest remaining thallus parts in the ontogeny. The set of the *L. hyperborea* epiphytes is considered as a consortium, including a complex of the 13 mass species. On the base of morphology and size, the epiphytes are subdivided into 5 categories, which comprise 4 layers of the consortium.

© И. В. Татаренко,[1] С. В. Смирнов,[2] К. Кондо[3]

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *NEOTTIA CAMTSCHATEA* (*ORCHIDACEAE*)

I. V. TATARENKO, S. V. SMIRNOV, K. KONDO.
BIOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF *NEOTTIA CAMTSCHATEA* (*ORCHIDACEAE*)

[1] Московский педагогический государственный университет
129278 Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 5
E-mail: tulotis@yandex.ru
[2] Алтайский государственный университет
656099 Барнаул, пр. Ленина, 61
E-mail: serg_sm_@mail.ru
[3] Hiroshima University
1-4-3 Kagamiyama, Higashi-Hiroshima City
739-852, Japan
E-mail: kkondo@hiroshima-u.ac.jp
Поступила 26.10.2005
Окончательный вариант получен 20.06.2007

Вегетативная морфология и репродуктивная стратегия *N. camtschatea* впервые изучены на примере растений, собранных в Горном Алтае. Установлено, что растения являются поликарпиками. Возраст клонов может достигать нескольких десятилетий, тогда как развитие парциальных побегов протекает за 5—8 лет. Прослежены стадии формирования придаточных почек на корнях и пазушных почек на побегах и установлено сходство этих процессов с таковыми у видов рода *Listera* и значительное отличие от других видов рода *Neottia*, произрастающих в России. Приведены новые данные по морфогенезу побегов, онтогенезу, составу популяций. Определена интенсивность микоризной инфекции в корнях и корневищах особей разных возрастных состояний.
Ключевые слова: *Neottia camtschatea*, морфология, онтогенез, популяция, микориза.

Гнездовка камчатская (*Neottia camtschatea* (L.) Reichenb. fil.) произрастает на Алтае, на юге Восточной Сибири в Саянах и Забайкалье (Невский, 1935), а также на Дальнем Востоке России (Вышин, 1996). Вид распространен в Центральной Азии на территориях Казахстана, Киргизстана, Таджикистана и Монголии (Никитина, 1951; Иванова, 1987), но везде встречается спорадически. Преимущественно он растет в тенистых хвойных, реже широколиственных лесах. В Казахстане вид обнаружен в пойменных тугайных лесах (Кузнецов, Павлов, 1958). *N. camtschatea* поднимается в горы до высоты 3100 м над ур. м., где произрастает на открытых склонах и по берегам рек (Григорьев, Овчинников, 1963). Таким образом, вид обнаруживает широкий диапазон толерантности к различным экологическим факторам: условиям освещенности, увлажнения и богатства почвы.

Neottia camtschatea значительно отличается от других представителей рода, встречающихся на территории России, и по строению соцветий и цветков наряду с *N. listeroides* Lindl. наиболее близок к видам рода *Listera* (Невский, 1935).

N. camtschatea является слабо изученным видом орхидных. Краткие сведения по его морфологии можно найти в региональных флорах. Онтогенез, состав популяций, репродуктивная стратегия вида и особенности развития побегов и микоризы *N. camtschatea* впервые описаны в данной работе.

Материал и методика

В сентябре 2004 г. нами была изучена популяция вида в лиственнично-еловом зеленомошном лесу в долине р. Чуи в Горном Алтае. Популяция насчитывала 26 особей. На месте произрастания популяции был удален верхний слой почвы,

что позволило обнаружить подземно развивающиеся растения, а также измерить расстояния между побегами и размеры корневищ, подсчитать число и длину корней у каждого побега и число корней, несущих придаточные почки. Десять растений разных возрастных групп были фиксированы в 70%-м этаноле для проведения дальнейших морфологических исследований по стандартным методикам. У этих же растений по методу И. А. Селиванова (1981) была определена интенсивность микоризной инфекции. Также было посчитано относительное число клеток коровой паренхимы, содержащих крахмал. Для проведения морфологического анализа были просмотрены и гербарные образцы *N. camtschatea*, хранящиеся в гербариях LE, MW, MHA.

Результаты и обсуждение

Морфология побеговой и корневой систем и способы вегетативного размножения

Вегетативный побег гнездовки камчатской подземный, он состоит из короткометамерного корневища, несущего придаточные корни. Моноподиальный рост главной оси сохраняется до заложения в почке терминального соцветия. Развитие пазушных почек на подземном побеге начинается уже на ранних стадиях его роста, что приводит к формированию разветвленного корневища. Корневище несет сочные чешуевидные листья около 0.5 см дл., листорасположение спиральное. Надземные побеги образуются у генеративных растений. В нижней части побег несет 3 замкнутых влагалищных листа, а в области соцветия — чешуевидные брактеи. В отличие от гнездовки обыкновенной, содержащей небольшое количество хлорофилла *a* (Montfort, Küsters, 1940), но не фотосинтезирующей, гнездовка камчатская имеет зеленые органы надземного побега, выполняющие ассимилирующую функцию.

Корневая система гнездовки камчатской представлена многочисленными корнями (61—162 корня у одного побега), длина которых варьирует от 0.4 до 19 см. Корни длиной более 5 см преобладают. Их суммарная длина составляет от 56.5 до 83.6 % от общей длины корневой системы особи, достигающей в целом 2.5—8 м. Суммарная длина всех корней, образовавшихся на придаточных побегах, составляет около 1.5 м, т. е. 35 % от общей длины корней всего клона. Число корней зависит от возраста особей (см. таблицу). Длинные, многочисленные корни гнездовки камчатской выполняют доминирующую функцию запаса питательных веществ. Более 60 % клеток корневой паренхимы у изученных особей были заполнены крахмалом.

Вторая важная функция корней гнездовки камчатской — вегетативное размножение особей посредством образования придаточных побегов. Относительная чис-

Некоторые морфометрические характеристики возрастных состояний *N. camtschatea* (Горный Алтай)

Признак	j	im	v	g
Длина корневища, см	0.5—1.3	1.5—2.0	3—5	5—8
Число корней	3—10	8—18	25—45	80—250
Длина корней, см	0.1—2.5	0.3—7	0.5—12	1—20
Длина верхушечной почки, см	0.1—0.2	0.5—0.9	0.9—1.3	1.2—4
Высота надземного побега, см	—	—	—	10—25
Число цветков	—	—	—	5—25

Примечание. Возрастное состояние: j — ювенильное, im — имматурное, v — виргинильное, g — генеративное.

Рис. 1. Придаточные побеги на корнях *N. camtschatea* на разных стадиях развития.

А — имматурный, *Б* — ювенильный, *В* — генеративный побеги. *а п* — апикальная почка, *б к* — боковой корень, *г п* — генеративная почка, *к* — материнский корень, *к п* — корни придаточного побега, *с ц* — старый цветонос.

ленность корней, несущих придаточные побеги, колеблется от 1.8 до 21.6 % у генеративных и взрослых вегетативных особей. Придаточные побеги отсутствовали на корнях ювенильных растений. Корни гнездовки камчатской многолетние. Корень, образовавший придаточную почку, сохраняет жизнеспособность на протяжении 6 лет. Особи вегетативного происхождения легко отличаются от особей семенного происхождения по наличию этого «материнского» корня, имеющегося даже у цветущих побегов (рис. 1).

Морфогенез корневого отпрыска начинается на верхушке корня, не имеющей ни заметных вздутий, как у *Listera cordata* (Виноградова, 1996), ни перетяжек, как у *Neottia nidus-avis* (Татаренко, 2002). У *N. camtschatea* не возникает никакой протокормоподобной структуры. На самой верхушке корня образуется боковой корень, и у его основания закладывается апекс придаточного побега. Сначала все 3 апекса (главного и бокового корней и побега) растут с одинаковой скоростью, и верхушка корня внешне выглядит разделенной на 3 равные части. Однако вскоре рост корней начинает опережать рост побега. В почке около 1 см дл. (рис. 1, *Б*) насчитывается 5 листовых зачатков, а в основании почки начинает закладываться собственная корневая система. Далее корни на растущем побеге закладываются ярусами и продолжают свой рост в длину на протяжении всей жизни побега. Как и у *Listera cordata* (Виноградова, 1996), каждый новый ярус корней формируется, по-видимому, после зимовки, т. е. по числу ярусов корней можно определить возраст побега. Так, на рис. 1, *Б* изображен 3-летний, а на рис. 1, *В* — 6-летний побег.

Как видно из приведенного выше описания, морфогенез придаточных побегов на корнях *Neottia camtschatea* значительно отличается от процесса побегообразования на корнях *N. nidus-avis*, описанного весьма подробно (Prillieux, 1856; Irmish, 1853, Татаренко, 2002), зато сходен с таковым у *Listera cordata* (L.) R. Br. (Виноградова, 1996).

Корневища *N. camtschatea* интенсивно ветвятся, одновременно может развиваться до 10 почек, 8 из которых могут быть генеративными (рис. 1, *B*). Большинство гербарных образцов *N. camtschatea*, собранных в разных частях ареала вида, имеют от 2 до 5 генеративных побегов на одном растении, что свидетельствует о широком распространении этого явления.

Таким образом, вегетативное размножение гнездовки камчатской может осуществляться 2 способами: за счет ветвления и партикуляции корневища и за счет образования придаточных почек на корнях. В первом случае пазушные почки образуют несколько генеративных и вегетативных боковых побегов. После партикуляции образовавшиеся раметы продолжают расти еще в течение 2—3 лет, образуя генеративные побеги, а затем отмирают целиком. При втором способе размножения взрослое растение образует 1—3 корневых отпрыска. Гнездовка камчатская характеризуется высокой способностью к вегетативному размножению по сравнению с другими видами гнездовок, произрастающими в России. Оба способа вегетативного размножения весьма интенсивны, однако лишь второй способ ведет к омоложению вегетативного потомства и образованию особей с высокой жизненностью.

Морфогенез побегов

Наши данные позволяют описать состояние растений гнездовки камчатской в конце сезона вегетации. В начале сентября растения находились на стадии зеленых плодов. В этот период внутри дочерней почки, принимаемой в данном случае за побег II порядка по отношению к материнскому растению, были обнаружены развитые почки III, IV и V порядков. В почках II—IV порядков были заложены соцветия (рис. 2), различия между которыми состояли лишь в степени сформиро-

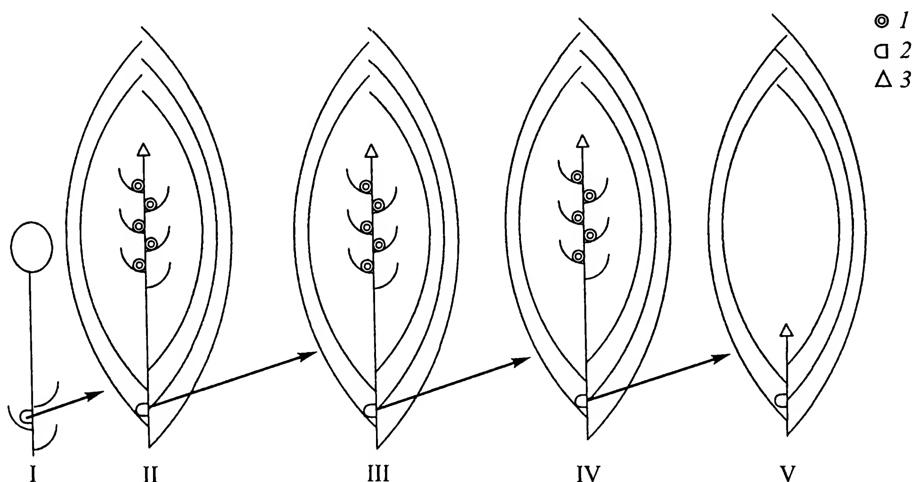


Рис. 2. Схемы материнского побега (I порядка) и почек следующих порядков ветвления (II—V) у генеративного растения *Neottia camtschatea*.

1 — примордии цветка, *2* — боковая почка, *3* — апекс побега.

ванности цветковых зачатков. Почка V порядка была вегетативной и содержала 3—5 листовых зачатков и апекс пазушной почки VI порядка (рис. 2, V). У большинства изученных нами видов орхидных порядковый номер инициализировавшейся почки показывает, сколько календарных лет проходит от момента заложения апекса почки до зацветания и отмирания образующего из нее побега (Tatarenko, Kondo, 2003). Например, почка 3-го порядка у *Platanthera bifolia* образует надземный побег на третий год своего развития. У гнездовки камчатской внутрипочечное развитие побегов происходит в 2—3 раза быстрее и апекс почки VI порядка, заложенный в 2004 г., по-видимому, будет способен сформировать надземный цветонос в 2006 или 2007 г. Одновременное цветение побегов 2—3 последовательных порядков не является уникальной особенностью гнездовки камчатской. Это явление было отмечено и у гнездовки обыкновенной (Tatarenko, Kondo, 2003), однако у этого вида оно наблюдалось крайне редко — в случае повреждения главного побега.

Онтогенез и возрастной состав популяции

В обследованной популяции *N. camtschatea* было обнаружено 1 ювенильное, 1 взрослое вегетативное и 2 генеративных растения семенного происхождения. Большую часть популяции составляли особи вегетативного происхождения: 5 ювенильных, 2 имматурных, 6 генеративных, временно нецветущих и 9 генеративных растений с цветоносами. Все растения вегетативного происхождения сохраняли связь с корнями, на которых они образовались. По нашим данным, развитие особи от стадии протокорма до первого цветения происходит за 3—5 лет. Особи цветут ежегодно в течение 3 лет, о чем можно было судить по сохраняющимся остаткам старых цветоносов. Возможно, особи способны цвести и в течение более длительного срока. Лишь около 25 % генеративных растений цветут с перерывом в один год.

Разделение онтогенеза *N. camtschatea* на возрастные состояния наиболее целесообразно проводить по признаку интенсивности ветвления побега, а также по числу корней. Ювенильные растения одноосные, с единственной растущей апикальной почкой, имеют до 10 корней. У имматурных растений начинается ветвление главного побега при развитии на нем 1—2 пазушных почек наряду с апикальной. Растение начинает формировать разветвленное корневище. Взрослая вегетативная особь имеет 3 порядка ветвления. Когда одновременно в нескольких (2—8) почках закладываются цветоносы, растение переходит в генеративное возрастное состояние. Продолжительность ювенильного, имматурного и взрослого вегетативного возрастных состояний не превышает 1 года каждое, а генеративный период длится более 3 лет. Календарный возраст клонов, по-видимому, может достигать нескольких десятилетий. Характеристики возрастных состояний *N. camtschatea* приведены в таблице.

Процент завязывания плодов в изученной популяции был достаточно высок (68.17 %). Плодообразование у отдельных побегов достигало 83 %, однако число зрелых плодов, по-видимому, значительно меньше, так как на момент наблюдения около 10 % зеленых плодов уже было повреждено личинками насекомых. Несмотря на большое число созревающих семян, протокормы в популяции обнаружены не были, а число особей семенного происхождения составило менее 20 % от общего числа растений в популяции, что свидетельствует о низкой эффективности семенного размножения у данного вида по сравнению с вегетативным.

Пространственная структура популяции *N. camtschatea* также отражала преобладание вегетативного размножения у растений. При вегетативном размножении

посредством ветвления и последующей партикуляции корневища раметы оказываются размещенными на расстоянии около 5 см друг от друга, и образуются довольно плотные клоны. Раметы, возникающие из придаточных почек на корнях, отдалены от материнского растения на 10—15 см. В таких случаях клон занимает участок около 50 см в диам. Особи, возникшие при прорастании семян, были расположены на расстоянии 70—110 см от клонов. Изученная популяция, по-видимому, длительно развивается на данном участке.

Микориза

Neottia camtschatea, как и другие виды рода, является микогетеротрофным растением, получающим питательные вещества посредством микоризного гриба. Микориза формируется как в корнях, так и в подземных побегах, где клубки гиф (пелотоны) занимали 1—2 наружных слоя клеток коровой паренхимы. Базальные части корней были заражены значительно сильнее, чем дистальные. В базальных частях корней наблюдалось 2 слоя клеток, занятых пелотонами, равномерно располагавшихся по всему периметру корня. В средней части корня имелся только 1 слой таких клеток, а ближе к верхушке корня грибы присутствовали лишь в некоторых клетках. Корни менее 0.5 см дл. не имели микоризы, корни около 1 см дл. были сильно инфицированы в базальной части.

Клетки корневищ особей всех возрастных состояний заняты грибом вплоть до апикальной почки. В осевых частях пазушных почек гриб появляется после начала образования на них придаточных корней.

Микориза у *Neottia camtschatea* относится к типу эумицетных птиофаговых микориз (Крюгер, Шардакова, 1980). Клетки наружных слоев коровой паренхимы содержат живые клубки гиф гриба. Переваривание гриба происходит в клетках 3—4 внутренних слоев паренхимы коры. Микориза однотипна и в корнях, и в корневищах *N. camtschatea* в отличие от *N. nidus-avis*, у которого птиофаговая микориза локализована в корнях, а толипофаговая — в корневище (Татаренко, 2002).

Для количественной оценки содержания гриба в подземных органах гнездовки мы использовали показатель интенсивности микоризной инфекции (С) (Селиванов, 1981). Проникновение гриба в молодые корни начинается при достижении ими длины 0.7—0.9 см. Интенсивность микоризной инфекции в корнях взрослых растений *N. camtschatea* составляет около 40 %, что значительно ниже, чем этот же показатель у *N. nidus-avis*, где С = 70—90 % (Татаренко, 2002). Сходная картина наблюдалась в корневищах *N. camtschatea*. В отличие от гнездовки обыкновенной ювенильные, взрослые вегетативные и генеративные растения *N. camtschatea* имели одинаковую интенсивность микоризы.

N. camtschatea, имеющая зеленые надземные части растения, по-видимому, является менее специализированным к микотрофии видом по сравнению с 4 другими представителями рода, встречающимися на территории России: *N. nidus-avis*, *N. papilligera*, *N. asiatica* Ohwi и *N. ussuriensis* (Kom. et Nevski) Soó. Выраженная микотрофная функция у последних 4 видов привела к ускорению онтогенеза и преобладанию монокарпического развития особей. *N. camtschatea* является многолетним корневищным растением, типичным поликарпиком. Корни продолжают рост в течение всей жизни несущего их побега, как это было указано для *Listera ovata* (Rasmussen, 1995). По особенностям строения и роста побегов и корней, способу вегетативного размножения посредством корневых отпрысков, структуре популяций *N. camtschatea* значительно ближе к видам рода *Listera*, чем к другим видам рода *Neottia*, произрастающим в России.

Благодарности

Работа выполнена при содействии гранта президента РФ по поддержке ведущих научных школ № НШ-2125.2003.4. Исследование было профинансировано Японским фондом содействия науке (JSPS): Grant-in-Aid for Scientific Research Programm (A)(1)14255014 (Representative Katsuhiko Kondo) в 2004 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова Т. Н. Ранние стадии развития тайника сердцевидного в природных условиях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 4. С. 82—92.

Вышин И. Б. Ятрышниковые, или орхидные — *Orchidaceae* Juss. // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевича. СПб., 1996. Т. 8. 382 с.

Григорьев Ю. С., Овчинников П. Н. Orchidaceae / Флора Таджикистана. 1963. Т. 2. С. 397—413.

Иванов Е. В. Семейство *Orchidaceae* / Флора Сибири (*Araceae* — *Orchidaceae*). Novosibirsk, 1987. С. 125—147.

Крюгер Л. В., Шардакова О. Н. Микосимбиотрофизм орхидных и некоторые вопросы их биологии // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1980. С. 20—28.

Кузнецов Н. М., Павлов Н. В. Orchidaceae / Флора Казахстана. Алма-Ата, 1958. С. 255—274.

Невский С. А. Ятрышниковые — *Orchidaceae* Lindl. / Флора СССР. Т. 4. Л., 1935. С. 589—730.

Никитина Е. В. Orchidaceae / Флора Киргизии. Фрунзе, 1951. Т. 3. С. 134—142.

Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М., 1981. 231 с.

Татаренко И. В. Биоморфологические особенности *Neottia nidus-avis* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 11. С. 60—67.

Irmish T. Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen Liepzig, 1853. 82 S.

Montfort C., Küsters G. Saprophytismus und Photosynthese. I. Biochemische und physiologische Studien an Humus—Orchideen // Bot. Archiv. 1940. Vol. 40. S. 571—633.

Prillieux E. De la structure anatomique et du mode de végétation du *Neottia nidus-avis* // Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 3. 1856. Vol. 5. P. 267—279.

Rasmussen H. N. Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant. New York, 1995. 444 p.

Tatarenko I. V., Kondo K. Seasonal development of annual shoots in some terrestrial orchids from Russia and Japan // Plant Species Biology. 2003. Vol. 18. N 1. P. 43—55.

SUMMARY

Vegetative morphology and reproductive strategy were studied here for the first time in *Neottia camtschatea* collected in the Mountain Altai. The plants are polycarpic, the ontogenesis lasts for 5—8 years. Development of adventitious shoots on the roots of *N. camtschatea* was described here for the first time, and found to be similar to that of adventitious shoots on the roots of *Listera cordata*. New data on shoot morphogenesis, ontogenesis, population composition were found to differ from other species of *Neottia* growing in Russia, but similar to *Listera*. Intensity of mycorrhizal infection in roots and rhizomes in *N. camtschatea* was half as much as in *N. nidus-avis*.

УДК 581.9 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 12

© Е. Б. Поспелова

О ГЕТЕРОГЕННОСТИ ФЛОРЫ ТАЙМЫРСКОЙ ПОДПРОВИНЦИИ АРКТИЧЕСКОЙ ФЛОРИСТИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ

E. B. POSPELOVA. ON THE HETEROGENEITY OF FLORA OF TAIMYR SUBPROVINCE OF ARCTIC FLORISTIC REGION

Московский государственный университет, географический факультет
119992 Москва, Воробьевы горы
Государственный природный биосферный заповедник «Таймырский»
Красноярский край, с. Хатанга, ул. Советская, 18
E-mail: taimyr@orc.ru
Поступила 02.03.2007
Окончательный вариант получен 14.05.2007

На основе анализа флор 96 ключевых участков (собственные 30-летние исследования, опубликованные списки, фондовые гербарные материалы) проводится сравнение региональных флор (РФ) сосудистых растений западной (бассейны рек Енисей, Пясина) и восточной (бассейны рек Верхняя и Нижняя Таймыра, Хатанга, малые реки бассейна морей Карского и Лаптевых) частей п-ова Таймыр и прилегающих с юга территорий севера плато Путорана и Анабарского. Результаты показали различия в составе, таксономической и географической структуре региональных флор как восточной и западной частей в целом, так и флор отдельных секторов в пределах разных подзон в системе ботанико-географического районирования, что является следствием различия в физико-географических условиях этих участков, а также результатом истории формирования их флор. Рассматривается вопрос о разделении запада и востока Таймырской подпровинции на самостоятельные фитохории более низкого ранга или присоединения их к соседним фитохориям.

Ключевые слова: флора, Таймыр, географический анализ, история формирования, флористическое районирование.

В принятом флористическом районировании Арктики (Юрцев и др., 1978) территория п-ова Таймыр целиком относится к Таймырской подпровинции Восточносибирской провинции Арктической флористической области, и почти соответствует границам Таймырского автономного округа. Подпровинция не включает только относящиеся к округу крайний восток Гыданского п-ова и расположенные на юге северо-таежные территории (рис. 1). Авторы районирования указывают, что западная и восточная части провинции несколько различаются: «...западная часть несколько богаче западными видами, зонально более южными, и беднее восточными — арктическими и арктоальпийскими» (с. 49). Прилегающие к подпровинции с юга районы северотаежных равнинных и горных редколесий входят в гипоарктический пояс, представляя собой «бореально-арктический таежно-тундровый экотон» (Юрцев и др., 2004). В более ранних работах Б. А. Юрцев (1966) в пределах гипоарктического пояса объединяет территорию Таймыра с Анабаро-Оленекским междуречьем, относя их к Средне-Сибирской подпровинции Северо-Ангаридской провинции. Следует отметить, что к тому моменту, когда разрабатывались эти схемы районирования, флора Таймыра была исследована весьма слабо и неравномерно, преимущественно в западном и северном секторе; для восточного сектора имелись только данные А. И. Толмачева (1932—1935) и Б. А. Тихомирова (1966). Однако даже эти неполные сведения дали возможность уловить различия между региональными флорами (РФ) разных секторов полуострова. Чем больше сведений о флоре западной и восточной частей Таймыра накапливалось исследователями, тем очевиднее выявлялись эти различия. В современных сводках по флоре Арктики и Субарктики (например, Секретарева, 2004) западный и восточный Таймыр уже рассматриваются отдельно, правда, с границей между ними, проводимой условно.

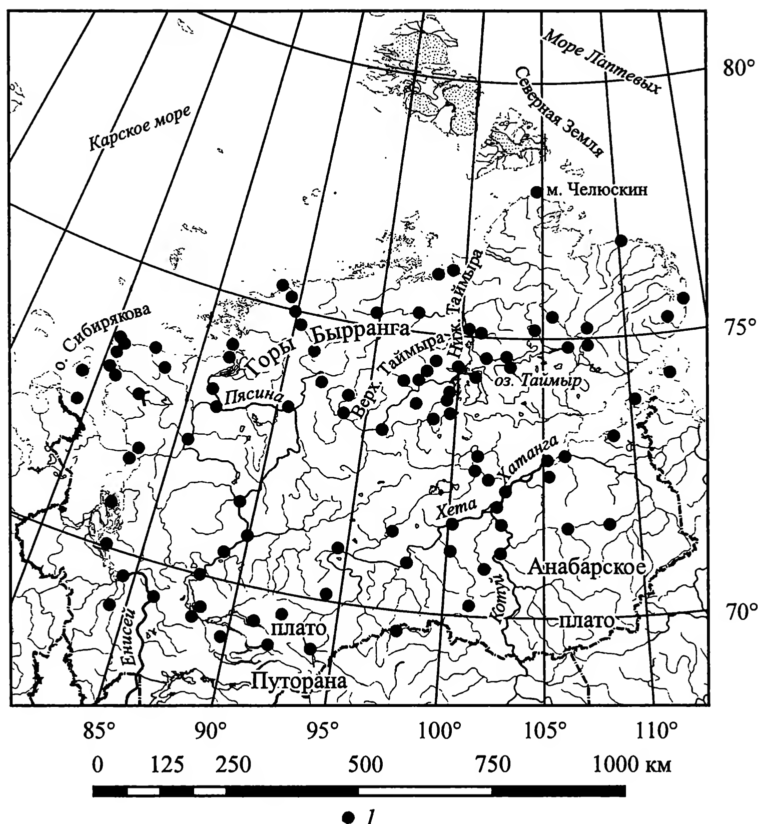


Рис. 1. Схема расположения на Таймыре и прилегающих территориях ключевых участков, на которых изучены флоры.

1 — обозначение расположения центра ключевого участка.

В. Д. Александрова (1977) при геоботаническом районировании Арктики относила восточную и западную части субарктических (типичных и южных в понимании других авторов) тундр Таймыра к разным провинциям — Восточносибирской (Хатангско-Оленекская подпровинция) и Восточноевропейско-Западносибирской (Западносибирская подпровинция) соответственно, тогда как арктические тундры Таймыра ею не делились и целиком входили в Ямало-Гыданско-Таймырско-Анабарскую подпровинцию Новоземельско-Западносибирско-Центральносибирской провинции. Граница между двумя подпровинциями субарктических тундр проводилась ею не по меридиану, но с юго-запада на северо-восток. Как будет показано ниже, такое деление более приемлемо и для флористического районирования этой территории, хотя граница проходила бы при этом несколько по-другому. В настоящей работе сделана попытка предварительного сравнительного анализа РФ восточной и западной частей Таймыра, позволяющего определить общие подходы к флористическому районированию его территории.

Различия в региональных флорах западной и восточной частей полуострова безусловно связаны со значительным различием климата и рельефа, а также с палеогеографической историей его территории, претерпевшей в течение четвертичного периода значительные трансформации, связанные с оледенениями и морскими трансгрессиями. Западная часть Таймыра, в основном равнинная, находится

в области влияния атлантического циклона и характеризуется относительно более мягким климатом, в то время как низко- и среднегорные внутренние и восточные районы попадают в область континентального влияния сибирского антициклона (Алисов, 1956).

В периоды плейстоценовых оледенений, соответствующих регрессии океана и осушению части шельфа, происходил интенсивный флористический обмен между северо-восточной Азией и Таймыром, а именно его восточной частью, которая, по мнению многих авторов, не подвергалась оледенениям (Толмачев, 1932; Толмачев, Юрцев, 1970; Исаева, Кинд, 1982, и др.) и представляла собой наиболее западную часть Мегаберингии в трактовке Б. А. Юрцева (1974). Этот обмен шел в основном за счет континентальных видов, осуществляясь вдоль гористых полярных выступов суши (Толмачев, Юрцев, 1970), именно благодаря ему происходило насыщение флоры востока Таймыра восточноазиатскими и восточноазиатско-американскими видами. Он имел место, по всей видимости, даже в период наиболее раннего и мощного самаровского оледенения, когда, по мнению Ю. П. Кожевникова (1996б), на восток до Таймыра проникли такие виды, как *Lesquerella arctica*,[1] а по коридору между современными бассейнами Енисея и Лены, в перигляциальную зону восточного Таймыра шла активная миграция горных видов с юга: *Lloydia serotina*, *Saxifraga flagellaris* s. l., *Astragalus alpinus* s. l. и др. (Толмачев, Юрцев, 1970).

На формирование флоры Восточного Таймыра оказали влияние также плейстоценовые трансгрессии моря (казанцевское и каргинское межледниковья). Последняя, начавшаяся еще в позднемуруктинское время с образования залива на востоке, включавшего почти весь бассейн собственно р. Хатанги ниже устья р. Хеты, привела к возникновению морского бассейна, занимавшего почти весь равнинный запад; вся горная восточная часть, кроме широкой долины рек Верхней и Нижней Таймыры, была сушей (Андреева и др., 1982). В каргинское время наблюдалась смена холодных периодов и потеплений, во время последних на незанятых морем участках востока также происходила миграция растений с юга, древесная растительность была распространена значительно севернее ее современной границы (Украинцева, 1991). Последнее, сартанское оледенение в западной и северо-западной части полуострова носило покровный характер, в то время как восточнее на отдельных участках гор Бырранга оно было долинно-сетчатым (Исаева, Кинд, 1982), т. е. территория востока Таймыра была благоприятной ареной для флористического обмена как в восточно-западном, так и в юго-северном направлениях. Возможно, что закрепившиеся при предшествовавших потеплениях в восточной части гор Бырранга южные, бореальные и гипоарктические виды пережили его в климатических рефугиумах и расселились шире в период голоценового оптимума, в то время как на покрытых ледником низкогорьях запада они были уничтожены. Эта палеогеографическая обстановка способствовала обогащению флоры восточного Таймыра видами, распространявшимися преимущественно с востока, и более тесным связям с флорами Якутии и севера Дальнего Востока, чем у флоры западной части.

С другой стороны, флора западной части Таймыра, относящейся к бассейну Енисея и Пясины, берущей начало фактически с плато Путорана, испытала уже в послеледниковое время мощный поток миграции южных, бореальных видов по долинам этих рек, особенно Енисея. Некоторые из них (*Cortusa matthioli* s. l., *Campanula rotundifolia*, *Cardamine macrophylla*, *Cnidium cnidiifolium*, *Galium densiflorum*, *Alopecurus pratensis* и др.) сейчас проникли в тундровую зону дальше, чем на востоке. Расселению растений на север в современную эпоху здесь способствует

---

[1] Номенклатура видов приведена по С. К. Черепанову (1995).

и более мягкий климат западной части Таймыра, находящейся под воздействием атлантических атмосферных масс. Кроме того, интенсивный обмен происходил (и происходит) с западно-сибирскими и северо-европейскими флорами по территории Северо-Сибирской низменности, фактически являющейся единым геоморфологическим образованием с низменностями севера Западной Сибири. Благодаря этому флора западной части Таймыра обогащена видами, находящимися на восточном пределе ареала: *Larix sibirica*, *Salix lapponum*, *S. phylicifolia*, *Aconitum septentrionale*, *Arabis alpina*, *Pedicularis compacta*, *Solidago lapponica*, *Taraxacum nivale* и др.

Материал и методика

На основе собственных многолетних полевых исследований (Поспелова, 1994а, б, 1995, 2002; Поспелов, Поспелова, 2001; Поспелова, Поспелов, 1998, 2002, 2005) и опубликованных данных по флоре Таймыра и сопредельных районов, а также картографических материалов, приведенных в «Арктической флоре СССР» (1960—1987), во «Флоре Сибири» (1987—1997) и в монографической сводке «Флора Путорана» (1976), мной был составлен, с учетом критического пересмотра списков, перечень сосудистых растений, отмеченных в настоящее время на территории полуострова и прилегающей с юга северной оконечности Среднесибирского плато, т. е. от горных северотаежных лесов до полярных пустынь (Варгина, 1975, 1977, 1978а, б; Заноха, 2002; Зарубин и др., 1991; Кожевников, 1982, 1986, 1992, 1996а, б; 1997; Куваев, Ващенкова, 1994; Куваев и др., 1994а, б; Матвеева, 1979, 1980; Матвеева, Заноха, 1986, 1997; Полозова, Тихомиров, 1971; Сафронова, Соколова, 1989; Серебряков, 1960; Соколова, 1982; Тихомиров, 1948, 1966; Толмачев, 1932—1935; Украинцева, Кожевников, 1981; Ходачек, Соколова, 2004). Всего в анализ вошли данные по 96 ключевым участкам (рис. 1). Список включает 847 видов сосудистых растений, из которых 11 представлены двумя, а 1 — тремя подвидами, в том числе 48 адвентивных (последние в дальнейшем анализе не учитываются).

Таксономический, географический и эколого-ценотический анализы приведены на уровне локальных (ЛФ) и региональных (РФ) флор или флор элементарного флористического района (Юрцев, 1992); под последними в данном случае подразумевается совокупность растений, произрастающих на территории определенной ботанико-географической подзоны и в определенном долготном секторе. Эти сектора изначально были выделены исходя из принадлежности территории к бассейнам крупных рек Таймыра: Енисея (включая Енисейский залив), Пясины, Хатанги (включая составляющие ее при слиянии Хету и Котуй, а также Хатангский залив), Верхней и Нижней Таймыры. Первые два сектора занимают большей частью равнинную территорию, за исключением крайнего юга (западная часть плато Путорана) и низкогорий севера, пересекая почти все зональные полосы от горных северотаежных лесов до арктических тундр. Бассейн р. Таймыры расположен в основном в горах Бырранга, за исключением южных притоков (реки Горбита, Луктах, Логата, Яму-Тарида), в подзонах северных гипоарктических (типичных) и арктических тундр; бассейн р. Хатанги — в горах на юге и на равнине на севере, охватывая горные и равнинные северотаежные леса, лесотундру и южные гипоарктические тундры. К западной и соответственно восточной частям Таймыра отнесены также небольшие реки, впадающие в моря — Карское (западнее устья р. Пясины) и Лаптевых (рис. 2). Граница между ними примерно соответствует важному биогеографическому рубежу — Енисейской биогеографической границе (Чернов, 1975; Рогачева, Сыроечковский, 2000).

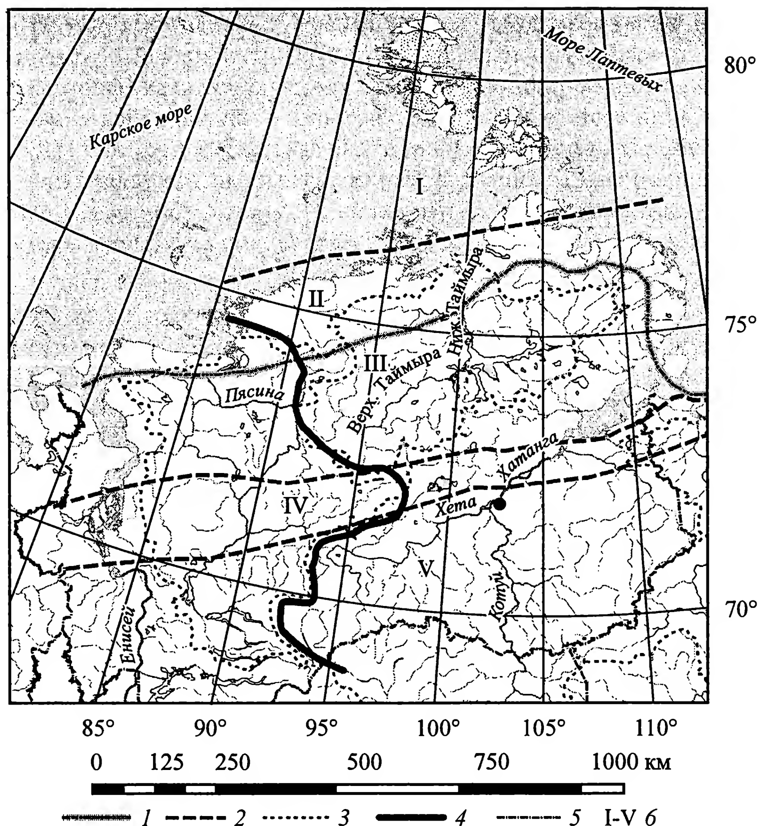


Рис. 2. Схема разделения территории Таймырской подпровинции и прилегающих территорий на западный и восточный сектора.

Границы: *1* — между группой арктических и группой гипоарктических подзон (арктического и гипоарктического поясов — по: Юрцев, 1966, 1974); *2* — между ботанико-географическими подзонами. Границы ботанико-географических подзон проведены по: Юрцев и др., 1978 с дополнениями и уточнениями автора: *3* — бассейнов крупных рек; *4* — между западным и восточным секторами; *5* — Таймырского автономного округа, в пределах которого Таймырская флористическая подпровинция занимает весь п-ов Таймыр (до границы северотаежных редколесий); *6* — ботанико-географические подзоны (по: Юрцев и др., 1978): I — высокоарктические тундры (или полярные пустыни); II — арктические тундры; III — северные гипоарктические тундры; IV — южные гипоарктические тундры; V — северотаежные редколесья и леса (бореально-арктический таежно-тундровый экотон — по: Юрцев и др., 2004).

Проведенный на первом этапе кластерный анализ сравниваемых ЛФ, который не приводится в силу его большого объема, показал, что в целом между флорой западной и восточной частей Таймыра имеются различия, проявляющиеся по-разному в широтных полосах. Для сравнения были взяты 4 широтные полосы в соответствии с принятым флористическим подразделением (Юрцев и др., 1978): 1) **арктическая группа** подзон, или **арктический пояс** по Б. А. Юрцеву (1966, 1974), объединяющий подзоны высокоарктических тундр (или полярных пустынь, согласно другим авторам) и арктических тундр; **гипоарктическая группа** подзон, включающая: 2) подзону северных гипоарктических тундр; 3) подзону южных гипоарктических тундр; 4) подзону северотаежных редколесий (бореально-арктический или таежно-тундровый экотон по: Юрцев и др., 2004), включаемую уже в Бореальную флористическую область (или в **гипоарктический пояс** — Юрцев, 1966). Последняя, хотя и не относится к собственно п-ову Таймыр, играет важную роль

как «донор» большого числа бореальных видов, выдвигающихся отсюда по рекам на север и проникающих в тундровую зону, иногда довольно далеко, вплоть до границы северных гипоарктических и арктических тундр (Матвеева, Заноха, 1997).

Далее проводится сравнение полученных в результате объединения ЛФ списков региональных флор западного и восточного сектора в пределах каждой из подзон Таймырской подпровинции, а также сравнение РФ запада и востока Таймыра в целом.

Результаты и обсуждение

1. Арктическая группа подзон. Сравнивая региональную флору равнин крайнего запада от о-ва Сибирякова до устья р. Пясины и региональную флору равнинных и предгорно-низкогорных территорий восточного сектора **арктического пояса**, выяснилось, что РФ западного сектора несколько богаче: из 291 вида растений, отмеченных для всего арктического пояса, здесь встречено 252 вида, а в восточном, несмотря на его более обширную площадь, — 230. В то же время флора восточной части более специфична: в арктических подзонах только в ее пределах, не заходя на запад, произрастает 62 вида. Правда, среди них строго приурочен к своему сектору только 1 вид — *Saxifraga jurtzevii*, известный на Таймыре лишь для п-ова Челюскин. Ряд видов, свойственных в арктических тундрах только восточному сектору, встречаются на востоке и южнее, в горах Бырранга (*Gastrolychnis triflora*, *Draba taimyrensis* и др.). В целом для восточного сектора арктического пояса характерно наличие горных видов, отсутствующих в западном секторе (*Poa abbreviata*, *P. paucispicula*, *Salix alaxensis*, *Potentilla prostrata*, *P. uniflora* и др.).

В то же время видов, исключительно западных, всего 40. Из них только в арктических тундрах встречены *Saxifraga arctolitoralis*, *S. rivularis*, *S. ursina*, *Cerastium regelii* subsp. *caespitosum*; кроме того, для западного сектора характерно наличие более южных видов, только на западе проникающих в арктические тундры (*Salix glauca*, *Rubus chamaemorus*, *Sanguisorba officinalis*, *Viola biflora*, *Campanula rotundifolia* и др.).

Спектры ведущих семейств и родов западного и восточного секторов арктических региональных флор в целом сходны (табл. 1). В обоих случаях первое и второе

ТАБЛИЦА 1

Ведущие семейства и роды в региональных флорах разных подзон западного (З) и восточного (В) Таймыра (абсолютное число видов)

Ведущие семейства	Во флоре Таймыра в целом (без деления на подзоны)	В ботанико-географических подзонах арктического и гипоарктического поясов							
		арктические и высокоарктические тундры		северные гипоарктические тундры		южные гипоарктические тундры		северотаежные редколесья и леса	
		З	В	З	В	З	В	З	В
Poaceae	105	40	37	56	74	58	58	71	78
Cyperaceae	82	19	15	30	35	31	36	60	68
Asteraceae	76	18	17	29	40	38	24	56	48
Brassicaceae	58	27	31	32	42	25	33	31	51
Ranunculaceae	48	18	18	28	25	27	27	34	39
Caryophyllaceae	45	19	21	28	30	31	25	35	34
Rosaceae	41	11	9	17	22	14	17	28	29
Scrophulariaceae	30	7	10	15	17	19	17	23	23

Ведущие семейства	Во флоре Таймыра в целом (без деления на подзоны)	В ботанико-географических подзонах арктического и гипоарктического поясов							
		арктические и высокоарктические тундры		северные гипоарктические тундры		южные гипоарктические тундры		северотаежные редколесья и леса	
		З	В	З	В	З	В	З	В
Fabaceae	27	7	8	15	16	12	14	15	22
Saxifragaceae	26	22	19	19	18	14	17	14	18
Salicaceae	26	10	7	10	14	16	16	26	21
Juncaceae	19	9	7	9	13	13	12	16	17
Polygonaceae	18	7	6	11	10	12	9	18	15
Ericaceae	15	3	2	7	7	11	9	14	14
Papaveraceae	14	7	6	6	12	4	5	3	9
Доля 10 ведущих (%)	**66.3**	**76.6**	**80.9**	**73.1**	**74.4**	**66.6**	**69.6**	**65.1**	**65.5**
Всего видов	**811**	**252**	**230**	**368**	**429**	**410**	**387**	**587**	**626**
Ведущие роды									
Carex	64	13	9	21	24	24	26	49	52
Draba	27	17	20	17	22	12	19	12	23
Salix	25	10	7	10	14	16	16	25	21
Saxifraga	24	20	18	17	16	12	15	13	16
Poa	21	5	9	11	15	9	11	14	18
Potentilla	20	4	4	9	15	6	8	8	15
Ranunculus	20	14	12	19	16	16	15	15	16
Pedicularis	19	5	9	12	14	14	14	16	14
Taraxacum	19	4	4	9	16	11	9	10	10
Papaver	14	7	6	6	12	4	5	3	9
Puccinellia	13	8	4	6	9	3	5	3	4
Oxytropis	12	3	6	7	9	4	7	5	10
Elymus	11	—	—	3	7	6	5	9	8
Stellaria	11	6	6	6	6	6	5	9	8
Artemisia	10	2	3	2	7	3	4	5	4
Astragalus	10	3	2	6	5	4	4	6	9

места в десятке ведущих семейств занимают *Poaceae* и *Brassicaceae*, но третью позицию на западе занимает *Saxifragaceae*, а на востоке — *Caryophyllaceae*. На западе богаче представлены семейства *Cyperaceae* и *Salicaceae*, а на востоке — *Brassicaceae* и *Caryophyllaceae*.

Первую тройку родов в обоих случаях составляют *Draba*, *Saxifraga* и *Ranunculus*. Однако на западе богаче роды *Carex* и *Salix*, а на востоке — *Draba*, *Oxytropis*, *Pedicularis* и *Poa*, что соответствует более континентальному климату низкогорий восточной части арктического пояса Таймыра. Напротив, большее разнообразие рода *Puccinellia* на западе связано с низменными морскими побережьями, где вообще более обычны галофильные приморские виды.

Различия в географической структуре флор несущественны: и на востоке, и на западе, как и свойственно арктическим флорам, преобладают виды арктической (криофитной) фракции, но на востоке их доля несколько выше (табл. 2). Видов бореальной (некриофитной) фракции очень мало, но на западе их больше, чем на востоке (11.1 > 6.9 %)[2] в основном за счет арктобореальных; видов гипоарктической

[2] Знак > введен для краткости и обозначает слово «против».

ТАБЛИЦА 2

Соотношение широтно-зональных элементов и фракций в региональных флорах западной и восточной частей Таймыра, %

Широтно-зональные элементы и фракции	Во флоре Таймыра в целом (без деления на подзоны)		В ботанико-географических подзонах арктического и гипоарктического поясов								В группе дифференциальных видов			
			арктические и высокоарктические тундры		северные гипоарктические тундры		южные гипоарктические тундры		северотаежные редколесья и леса		для всей территории		только для тундровой зоны	
	запад	восток	запад	восток	запад	восток	запад	восток	запад	восток	запад	восток	запад	восток
Арктические	11.1	11.6	23.3	22.6	16.8	17.2	8.3	10.6	4.6	6.2	11.5	13.7	31.7	25.0
Метаарктические	15.8	17.9	29.4	32.2	26.1	27.0	21.0	24.3	14.3	17.7	2.5	12.0	7.3	28.6
Арктоальпийские	11.3	11.9	19.4	22.6	17.4	17.5	13.4	16.0	12.4	12.5	5.0	7.7	4.9	7.1
Арктическая фракция	**38.2**	**41.4**	**72.1**	**77.4**	**60.3**	**61.7**	**42.7**	**50.9**	**31.3**	**37.3**	**19.0**	**33.4**	**43.9**	**60.7**
Гипоарктические	8.7	10.6	9.1	7.9	12.0	11.9	12.2	12.1	8.8	10.5	3.3	14.5	2.4	12.5
Гипоарктомонтанные	11.6	12.4	7.5	7.9	11.1	11.9	14.6	13.5	13.3	13.4	5.0	9.4	4.9	14.3
Гипоарктическая фракция	**20.3**	**23.0**	**16.6**	**15.8**	**23.1**	**23.8**	**26.8**	**25.6**	**22.1**	**23.9**	**8.3**	**23.9**	**7.3**	**26.8**
Арктобореальные	5.5	5.5	7.9	5.2	8.7	6.5	7.8	8.8	6.5	6.1	0.8	3.4	4.9	—
Арктобореально-монтанные	2.3	2.8	1.6	0.9	1.9	2.8	2.7	1.8	2.4	5.8	—	—	2.4	1.8
Бореальные	30.0	23.6	0.8	0.4	4.6	1.4	16.6	11.1	34.1	25.7	66.9	32.5	34.1	8.9
Полизональные	3.2	3.6	0.8	0.4	1.4	0.9	2.4	1.8	3.6	4.0	2.5	5.1	7.3	—
Бореальная фракция	**41.1**	**35.5**	**11.1**	**6.9**	**16.6**	**14.4**	**39.5**	**23.5**	**46.6**	**41.6**	**72.7**	**42.7**	**48.8**	**10.7**
Всего видов во флоре:	**690**	**687**	**252**	**230**	**368**	**429**	**410**	**387**	**587**	**626**	**121**	**119**	**93**	**88**

ТАБЛИЦА 3

Соотношение долготных элементов в региональных флорах западной и восточной частей Таймыра, %

Долготные группы и фракции	Во флоре Таймыра в целом (без деления на подзоны)		В ботанико-географических подзонах арктического и гипоарктического поясов								В группе дифференциальных видов			
			арктические и высокоарктические тундры		северные гипоарктические тундры		южные гипоарктические тундры		северотаежные редколесья и леса		для всей территории		только для тундровой зоны	
	запад	восток	запад	восток	запад	восток	запад	восток	запад	восток	запад	восток	запад	восток
Долготные группы														
Циркумполярная и почти циркумполярная	37.9	35.6	48.8	48.3	44.5	39.6	42.4	42.3	39.1	36.8	24.8	13.7	24.4	3.6
Евразиатско-западноамериканская	5.8	5.5	8.3	7.4	7.6	7.2	7.3	7.2	6.1	5.4	2.5	0.8	2.4	—
Евразиатская	18.6	13.7	9.9	7.4	11.7	8.4	17.3	12.4	20.8	14.5	33.9	7.7	29.3	3.6
Европейско-западноазиатская	2.9	1.4	1.2	1.3	2.4	0.9	2.0	1.0	2.7	1.6	8.3	—	9.7	—
Азиатско-американская	5.9	7.1	4.4	6.1	6.0	8.2	5.8	6.4	5.1	6.9	2.5	9.4	7.3	10.7
Азиатско-западноамериканская	8.6	11.8	12.3	14.8	11.7	12.8	8.5	10.8	8.2	11.3	3.3	17.1	—	30.4
Азиатская	12.3	4.9	5.2	3.9	4.3	4.4	5.4	4.6	5.3	5.1	5.0	4.3	—	1.8
Сибирская	3.8	3.6	0.8	1.3	2.4	2.1	3.4	2.1	4.1	4.0	5.0	5.1	2.4	1.8
Западноазиатская	0.7	0.6	0.8	—	1.1	0.9	0.5	0.5	0.3	0.3	2.5	1.7	7.3	1.8
Восточноазиатская	6.4	11.6	4.0	3.9	4.3	10.1	4.1	8.8	5.5	10.5	6.6	34.2	7.3	39.3
Среднесибирская	4.2	3.9	4.4	5.6	3.8	5.4	3.2	3.6	2.7	3.5	5.8	4.3	9.7	7.1
Долготные фракции														
Циркумполярная	37.9	35.6	48.8	48.3	44.5	39.6	42.4	42.3	39.1	36.8	24.8	13.7	24.4	3.6
Евразиатская	27.3	20.6	19.4	16.1	21.7	16.5	26.6	20.5	29.6	21.5	44.7	8.5	42.0	3.6
Азиатская	27.4	24.6	15.1	14.7	15.9	22.9	16.6	19.6	17.9	23.4	24.9	49.6	26.7	51.8
Азиатско-американская	14.5	18.9	16.6	20.9	17.7	21.0	14.3	17.2	13.3	18.2	5.8	26.5	17.3	41.1
Всего видов во флоре:	**690**	**687**	**252**	**230**	**368**	**429**	**410**	**387**	**587**	**626**	**121**	**119**	**93**	**88**

Примечание. Прочерк означает отсутствие представителей данной группы во флоре.

(гемикриофитной) фракции примерно поровну, но на западе больше собственно гипоарктических видов, а на востоке — гипоаркто-монтанных. Соотношение долготных групп и фракций также различается не слишком сильно. При одинаковой доле циркумполярной и азиатской фракций, на западе выше доля евразиатской (19.4 > 16.1 %) и ниже — азиатско-американской (16.6 > 20.9 %) фракций (табл. 3).

2. Гипоарктическая группа подзон. Локальные флоры подзон **гипоарктического пояса** (включающего кроме тундровых и подзону северотаежных редколесий — по: Б. А. Юрцев, 1966, 1974) по результатам кластерного анализа отчетливо разделяются на 3 группы: северные гипоарктические тундры, южные гипоарктические тундры, включая флоры северной окраины лесотундры, и гипоарктические северотаежные редколесья и леса. Лесотундра, как известно, не является самостоятельной ботанико-географической (флористической) фитохорией, и в нашем анализе ЛФ этой полосы отнесены к двум подзонам: северные присоединены к подзонам южных тундр, а южные — к подзоне северотаежных лесов.

2.1. Северные гипоарктические тундры. Граница между западным, предгорно-равнинным и восточным, преимущественно горным, секторами Таймыра в пределах этой подзоны проходит также по водоразделу рек Пясины и Верхней Таймыры. Всего на этой территории отмечено 472 вида, в западной части произрастает 368, в восточной — 429. РФ восточного сектора включает 90 видов, не встречающихся в западной части подзоны, а видов, специфических для РФ западного сектора — всего 37. Для восточного сектора этой подзоны характерны виды, не встречающиеся более нигде на Таймыре, но обычные в более восточных районах Арктики — *Leymus interior*, *Papaver schamurinii*, *Braya pilosa*, *Arabidopsis bursifolia*, *Potentilla anachoretica*, *P. pulviniformis*, *Artemisia arctisibirica* (всего 15 видов); характерно также наличие среднесибирских эндемиков *Bromopsis taimyrensis*, *Oxytropis putoranica*, *Taraxacum byrrangica*, а также ряда видов, распространенных в более южной части восточного сектора Таймыра. Среди видов, встречающихся только в западном секторе этой подзоны, можно отметить *Salix phylicifolia*, *Bistorta major*, *Eremogone polaris*, *Papaver lapponicum* subsp. *jugoricum*, но все они произрастают и южнее, лишь *Taraxacum novae-zemliae* можно считать дифференциальным для западного сектора гипоарктических тундр; кроме того, на западе имеются виды, более свойственные бореальному поясу, но по долинам рек Енисея и Пясины проникшие в северные гипоарктические тундры — *Lycopodium dubium*, *Alopecurus pratensis*, *Cardamine macrophylla*, *Angelica decurrens*, *Pyrola minor* и др.

Обращает на себя внимание более высокое разнообразие на востоке семейств *Brassicaceae*, *Papaveraceae*, *Rosaceae*, родов *Elymus*, *Papaver*, *Draba*, *Potentilla*, *Taraxacum*, *Artemisia* (табл. 1). Подобные различия в видовом составе во многом обусловлены, как и в арктическом поясе, выраженной континентальностью климата восточной части и преобладанием в ней горного рельефа. Во флоре этой фитохории довольно много петрофитов (23 %), которые присутствуют на равнинах только при наличии выходов коренных пород или щебнистого моренного материала.

Соотношение широтных элементов в РФ западной и восточной частей Таймыра в этой подзоне довольно сходно и отвечает пропорциям, свойственным флорам северных гипоарктических тундр (табл. 2). При общем преобладании видов арктической фракции на востоке последняя представлена чуть больше (61.7 > 60.3 %); а видов бореальной фракции несколько больше на западе (16.6 > 14.4 %); гипоарктическая фракция представлена поровну (23.1—23.8 %). Более резко различаются сектора по соотношению долготных групп и фракций (табл. 3). На западе немного богаче представлена циркумполярная и евразиатская фракции, а в восточной части, напротив, выше доля азиатской фракции (в основном за счет видов восточноазиат-

ской группы); также здесь больше представителей азиатско-американской фракции (21 > 17.7 %). Тем не менее четко определить положение границы между западным и восточным секторами в этой подзоне затруднительно, так как ЛФ, расположенные на границе того или иного сектора, часто обогащены видами соседнего. Так, например, в ЛФ «Усть-Тарея» (западный сектор, бассейн р. Пясины) встречены горные восточные кальцефильные виды, не отмеченные на западе более нигде (*Puccinellia byrrangensis*, *Carex macrogyna*, *Hedysarum dasycarpum*, *Dendranthema mongolicum* и др.).

Следует отметить, что в пределах фитохории восточного сектора северных гипоарктических тундр, сильно вытянутого с запада на восток, намечаются и своеобразные внутренние флористические границы, не только в горах, где довольно хорошо разделяются западная, центральная и восточная части (Поспелова, Поспелов, 2002), но и на расположенных южнее равнинах, хотя различия между этими участками выражаются уже не столько в составе флор и их географической структуре, сколько в активности отдельных групп видов.

2.2. В региональной флоре подзоны южных гипоарктических тундр, включающей ЛФ собственно южных тундр и практически не отличающиеся от них по составу и структуре ЛФ северной части лесотундры, различия между западом и востоком проявляются еще ярче в основном за счет обогащения западного сектора бореальными видами, распространившимися по долине р. Енисея с юга. На востоке это выражено не столь резко, поскольку верхняя часть бассейна р. Хатанги приурочена к Среднесибирскому плоскогорью, и благодаря этому некоторые горные виды проникают с юга на равнины.

Из 487 видов, отмеченных в пределах этой подзоны, на западе, в региональной флоре бассейнов рек Енисея и Пясины, произрастает 410 (из них 100 восточнее вообще не отмечены), а на востоке, в бассейне р. Хатанги — 387 (из них только в своем секторе 77). Флора западного сектора южных гипоарктических тундр разнообразнее не только на видовом уровне, но и по числу надвидовых таксонов (родов 155 на западе и 134 на востоке, семейств 57 и соответственно 51). Для западного сектора характерно присутствие маловидовых семейств *Selaginellaceae*, *Cupressaceae*, *Portulacaceae*, *Crassulaceae*, *Geraniaceae*, *Linaceae*, *Violaceae*, *Rubiaceae*, *Campanulaceae*, хотя представители всех этих семейств обитают и на востоке, но в более южной подзоне. На западе значительно богаче представлены семейства *Asteraceae*, *Apiaceae* (8 > 3, и оно не входит в десятку ведущих); а на востоке несколько разноо́бразнее *Cyperaceae* и *Brassicaceae* (табл. 1).

Из 135 родов, известных для этой подзоны, всего 9 произрастают только на востоке, но из них лишь 2 — *Zigadenus* и *Gentiana* — не встречаются на западе вообще; в то же время из 25 родов, отмеченных только на западе подзоны, на востоке не встречены лишь 10 (*Avenella*, *Honckenya*, *Aconitum*, *Isatis*, *Lupinaster*, *Lathyrus*, *Cicuta*, *Heracleum*, *Lamium*, *Limosella*). На востоке разнообразнее роды *Draba* и *Oxytropis*, на западе несколько богаче род *Taraxacum*.

Различия в географической структуре РФ южных тундр запада и востока обнаруживают практически те же закономерности, что и в фитохориях других подзон (табл. 2, 3). На востоке выше доля видов арктической фракции и ниже бореальной, а доля гипоарктических видов примерно одинакова. На западе выше доля видов евразиатской фракции, а доля видов азиатской и азиатско-американской фракции немного выше на востоке.

2.3. Сравнение региональных флор самых южных территорий — фитохорий подзоны северотаежных горных и равнинных редколесий и лесов — показывает наиболее яркие различия во флорах западного и восточного секторов, расположен-

ных соответственно в западной части плато Путорана и долины р. Енисея, и низовий рек Хатанги, Хеты и Котуя, включая северо-восточную окраину плато Путорана и северо-запад Анабарского плато. Флора этой подзоны имеет более южный характер, что подчеркивается усилением бореального элемента и высоким разнообразием семейств *Cyperaceae*, *Asteraceae*, *Salicaceae*, родов *Carex* и *Salix*, что особенно выражено в западном секторе. Интересно, что территориально более близкие к западному сектору локальные флоры центральной части плато Путорана в большей степени тяготеют к восточному сектору, возможно в силу того, что они расположены в наиболее высокогорных районах. Всего в северотаежной подзоне зарегистрировано 739 видов, в восточной части — 626 (из них только в ней 151), в западной — 587 (из них только на западе отмечено 113), т. е. флора восточного сектора северотаежной подзоны богаче и специфичнее флоры западного, хотя по количеству семейств (66 и 70) они примерно сходны, а родов на западе даже немного больше (208 против 205).

Сходство на уровне семейств высокое: только 6 семейств приурочено исключительно к восточному сектору (*Cryptogrammaceae*, *Urticaceae*, *Santalaceae*, *Fumariaceae*, *Oxalidaceae*, *Plantaginaceae*) и лишь одно — *Polygalaceae* — к западному. На уровне родов флоры различаются сильнее: 30 родов свойственны исключительно западному сектору, т. е. не встречаются ни в одной из восточных фитохорий. Столько же родов отмечено на востоке подзоны, но из них лишь 19 (*Cryptogramma*, *Ptilagrostis*, *Limnas*, *Hystrix*, *Hordeum*, *Zigadenus*, *Cypripedium*, *Urtica*, *Thesium*, *Anemone*, *Corydalis*, *Neotorularia*, *Pentaphylloides*, *Oxalis*, *Rhododendron*, *Gentiana*, *Lomatogonium*, *Phlox*, *Plantago*) встречаются только в данном секторе. Характерно, что все эти семейства и роды представлены в этой подзоне только одним видом.

В первую тройку семейств на западе входят *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Asteraceae*; на востоке при тех же первых двух ведущих семействах на 3-ю позицию выходит *Brassicaceae* (а на западе оно занимает лишь 6-е место); здесь на 9-й позиции стоит *Fabaceae*, вообще не входящее на западе в десятку ведущих семейств (табл. 1). Значительно бо́льшим числом видов на востоке представлено *Papaveraceae*, а на западе — *Apiaceae* (9 > 6). Что касается соотношения богатства ведущих родов, то на западе первую тройку составляют *Carex*, *Salix* и *Pedicularis*, а на востоке — *Carex*, *Draba* и *Salix*. Кроме рода *Draba*, занимающего на западе лишь 7-е место, на востоке значительно выше разнообразие родов *Potentilla*, *Papaver*, *Oxytropis*, что обусловлено горным, континентальным характером территории восточного сектора.

Географическая структура РФ северотаежной подзоны востока и запада также заметно различается. Сохраняется тенденция усиления на востоке роли видов азиатско-американской и азиатской фракций, а на западе — евразиатской; циркумполярные виды представлены одинаково — по 230 видов, но в процентном отношении на западе их доля выше (табл. 3). Разница в соотношении широтных элементов не столь выражена, хотя, как и в более северных РФ, на востоке выше доля арктической и гипоарктической, а на западе — бореальной фракций (табл. 2).

Таким образом, нами рассмотрены региональные флоры 8 фитохорий: по 2 — западной и восточной — для каждого широтного выдела: арктических, северных и южных гипоарктических тундр, северотаежных редколесий. Выяснилось, что число специфичных для каждой фитохории видов, т. е. произрастающих только в конкретной широтной полосе и только в данном секторе (дифференциальные для данного сектора каждой подзоны — Юрцев и др., 1978) возрастает с севера на юг, причем весьма неравномерно. Если в арктической подзоне таких специфических видов

больше в западной части (6 против 1 вида в восточной), то уже в северной гипоарктической подзоне, напротив, для восточного сектора отмечено 15 видов, произрастающих только здесь, а для западного — лишь 3. В южнотундровой полосе как на западе, так и на востоке вообще мало дифференциальных видов: 4 на западе и 1 на востоке, но в северотаежной их число резко возрастает: на западе подзоны — 77, а на востоке — 68 видов.

Сравнение двух объединенных (по всем подзонам) региональных флор восточного и западного секторов рассматриваемой территории **в целом**, показало, что, несмотря на довольно высокое сходство региональных флор в пределах подзон (особенно на севере, где коэффициент сходства 79—80 %, а в двух южных подзонах — 77—78 %), различия в их составе проявляются достаточно четко. Уровень видового разнообразия их равновелик: 687 видов на востоке и 690 на западе, но разнообразие семейств выше на востоке (71 против 67 на западе), а родов — на западе (225 против 209).

Некоторые различия проявляются в соотношении широтных фракций: на западе несколько больше видов бореальной фракции (причем из них на востоке значительно богаче представлены виды бореально-степной группы), а на востоке, напротив, несколько выше доля видов арктической. Интересно, что доля гипоарктической фракции почти стабильна. Имеются различия и в соотношении долготных групп и фракций: на востоке значительно выше доля видов восточноазиатской, а на западе — евразиатской группы. Для западной части характерно большее участие во флоре видов циркумполярной и евразиатской фракций, а для восточной — азиатско-американской (табл. 3). Обращает на себя внимание более высокая на востоке доля криофильно-степных видов, причем если эти виды встречаются в обоих секторах, то на востоке они более обычны и обильны в своих экотопах.

Еще более показательным оказалось сравнение совокупности видов, произрастающих только в западном или только в восточном секторе, которые условно можно считать **дифференциальными**. В западном секторе таких 121 вид, или 17.5 %; они представлены 39 семействами, из которых лишь 2 (*Droseraceae*, *Polygalaceae*) свойственны только западу, и 93 родами, из которых 37 специфичны для этого сектора (*Phalaroides*, *Rheum*, *Anthriscus*, *Cicuta*, *Trientalis* и др.). Все эти специфичные роды характерны для южной части территории: лесотундровой и горно-северотаежной: почти ни один из них не проникает в тундровую зону далее подзоны южных гипоарктических тундр. С севера (Арктического побережья) до северных гипоарктических тундр доходят приморские виды *Honckenya oblongifolia*, *Arctanthemum hultenii*, а в южные тундры по долине р. Енисея проникает *Diphasiastrum alpinum*, луговые и лугово-болотные *Isatis jacutensis*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Cicuta virosa*, *Heracleum dissectum*, *Limosella aquatica* и др., по р. Пясине до северной окраины лесотундры — *Lamium album*. Все эти виды встречаются в тундровых подзонах единично, и, скорее всего, проникли на север не так давно.

Среди специфических «западных» видов лишь небольшая группа встречается относительно постоянно, т. е. имеет высокую модальность и, согласно Б. А. Юрцеву (1983), только они могут считаться дифференциальными. На всем протяжении от северотаежных редколесий до северных гипоарктических тундр распространены *Alopecurus pratensis* (по рекам Енисею и Пясине почти до северной границы гипоарктических тундр), *Puccinellia jenisseiensis* (по р. Енисею, рассеянно), *Eremogone polaris* (обычно по р. Пясине до устья р. Пуры), *Papaver lapponicum* subsp. *jugoricum* (только в подзонах арктических и северных гипоарктических тундр), *Viola epipsiloides* (по Енисею и Пясине до северной границы южных гипоарктических

тундр). Остальные приурочены в основном к южной подзоне и не идут на север далее г. Дудинки или истоков р. Пясины.

Виды, произрастающие только в восточном секторе (119 видов, или 17.2 %), относятся к 35 семействам, среди которых специфичны для этого сектора 5 (*Urticaceae*, *Santalaceae*, *Fumariaceae*, *Oxalidaceae*, *Plantaginaceae*). Из 64 родов только на востоке встречается 21, причем 9 из них свойственны тундровой зоне. Роды *Leymus*, *Corydalis*, *Oxygraphis* представлены в горах Бырранга (2 последних также единично встречаются в горах Путорана), *Arabidopsis* — в равнинных северных гипоарктических тундрах исключительно на выходах реликтовых морских глин. На северную окраину лесотундры и в южные гипоарктические тундры по р. Хатанге проникли виды родов *Limnas*, *Zigadenus*, *Neotorularia*, *Gentiana*, *Rhododendron*. Кроме *Leymus* и *Oxygraphis*, виды всех перечисленных родов в тундровых подзонах встречены единично и более характерны для северотаежной.

Среди «восточных» видов особенно выделяется группа горных. Это либо виды, свойственные только горам Бырранга, причем в основном они имеют здесь западный предел распространения, и популяции их находятся в значительном отрыве от основного ареала (*Leymus interioir*, *Papaver schamurinii*, *Braya pilosa*, *Potentilla anachoretica*, *Artemisia arctisibirica* и др.), либо виды, произрастающие как на севере, так и в горных тундрах плато Путорана и Анабарского плато (*Kobresia simpliciuscula*, *Eremogone formosa*, *Papaver leucotrichum*, *Potentilla subvahliana*, *Oxytropis putoranica*, *Artemisia sericea* и др.). В равнинных северных и отчасти южных гипоарктических тундрах встречаются *Phippsia algidiformis*, *Puccinellia lenesis*, *Oxytropis deflexa*, *Artemisia furcata*, отсутствующие в северотаежной подзоне. Следует отметить, что в отличие от «западных» видов, среди «восточных» для многих отмечается высокая встречаемость, а некоторые просто обычны в своих секторах и отвечают понятию дифференциальных видов. Это *Leymus interior*, *Potentilla subvahliana*, *Draba taimyrensis* в горных и предгорных северных гипоарктических тундрах, *Artemisia furcata* на всем протяжении своего таймырского ареала, *Trollius sibiricus*, *Delphinium cheilanthum* в южных тундрах. В связи с этим можно предположить, что эти виды достаточно давно закрепились на территории восточного Таймыра в отличие от тех, которые произрастают в основном в северотаежной подзоне, а в южных тундрах их популяции единичны, можно предположить, что они находятся здесь на стадии становления (*Triglochin maritimum*, *Zigadenus sibiricus*, *Pedicularis tristis*, *Artemisia laciniatiformis* и др.).

Если сравнить состав ведущих семейств и родов у групп специфичных «западных» и «восточных» видов, то хорошо заметно преобладание среди «восточных», по сравнению с «западными» семейств *Poaceae* (15 > 9), *Fabaceae* (7 > 3), *Brassicaceae* (8 > 2), *Papaveraceae* (5 > 1), родов *Draba* (3 > 1), *Potentilla* (8 > 0), *Poa* (4 > 1), *Artemisia* (5 > 2), *Papaver* (5 > 1), *Oxytropis* (4 > 1), что еще раз подчеркивает более континентальный характер «восточной» флоры. Среди «западных» более богато представлены семейства *Asteraceae* (18 > 13), *Caryophyllaceae* (8 > 4), *Apiaceae* (5 > 0), сосудистые споровые (9 > 1), роды *Salix* (4 > 0), *Pedicularis* (3 > 1), т. е. систематическая структура флоры РФ западного сектора имеет больше бореальных черт.

Те же выводы напрашиваются и при сравнении географической структуры этих групп видов. Среди «западной» группы почти вдвое больше бореальных видов (66.9 > 32.5 %) и в целом видов бореальной фракции (72.7 > 42.7). На востоке гипоарктическая фракция почти втрое богаче (23.9 %), чем на западе (8.3 %), и больше видов арктической фракции (33.4 > 19 % на западе, рис. 3, *а*). При сравнении долготных элементов очевидно резкое преобладание среди «западных» видов евра-

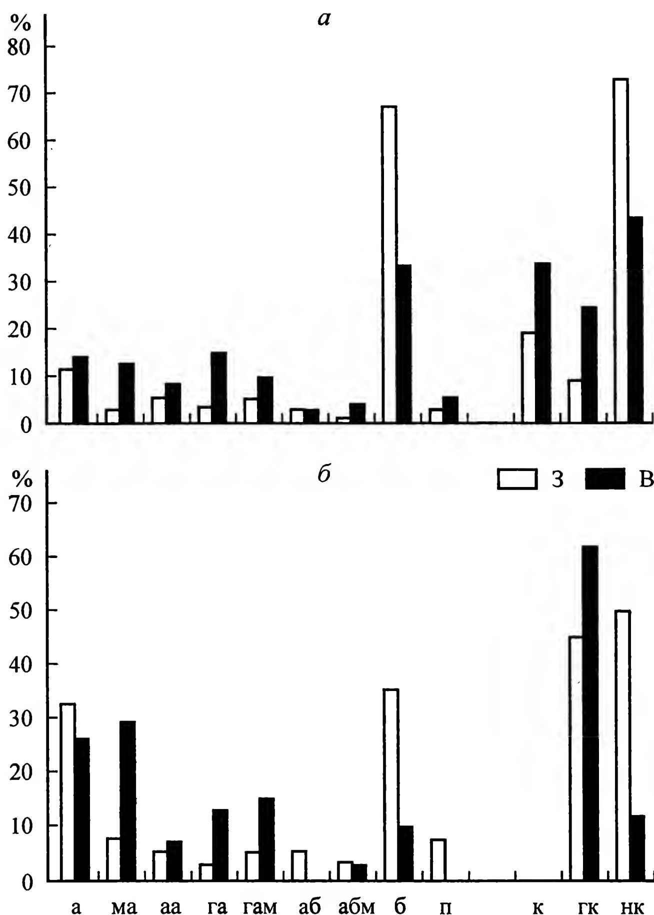


Рис. 3. Соотношение широтных элементов среди восточных (В) и западных (З) дифференциальных видов Таймыра: *а* — для всей территории, *б* — только для тундровой зоны.

Широтно-зональные элементы: а — арктический, ма — метаарктический, аа — арктоальпийский, га — гипоарктический, гам — гипоарктомонтанный, аб — арктобореальный, абм — арктобореальномонтанный, б — бореальный, п — полизональный. Широтно-зональные фракции: к — арктическая (криофитная), гк — гипоарктическая (гемикриофитная), нк — бореальная (некриофитная).

зиатской фракции (44.7 > 8.5 %), а среди восточных — азиатско-американской (26.5 > 5.8 %) и азиатской (49.6 > 24.9 %), причем последней — в основном за счет восточноазиатских видов (рис. 4, *а*). Среднесибирских субэндемиков как в «западной», так и «восточной» группах примерно поровну; а доля циркумполярной фракции почти вдвое выше на западе: 24.9 против 13.7 % на востоке.

Континентальность восточной РФ подчеркивается и наличием в составе «восточной» группы большого числа лугово-степных и криофильно-степных видов (27 видов, или 23 %), которых среди «западной» группы нет вообще, зато 24 вида (20 %) на западе — это специализированные лесные виды, а на востоке их всего 4.

Отдельно рассмотрим результаты сравнительного анализа РФ западного и восточного секторов только для тундровой части Таймыра (которая и представляет собой Таймырскую флористическую подпровинцию), без учета северотаежной подзоны, чтобы избежать впечатления, будто все различия между западным и восточным секторами в большей степени обусловлены южными территориями, 217 видов

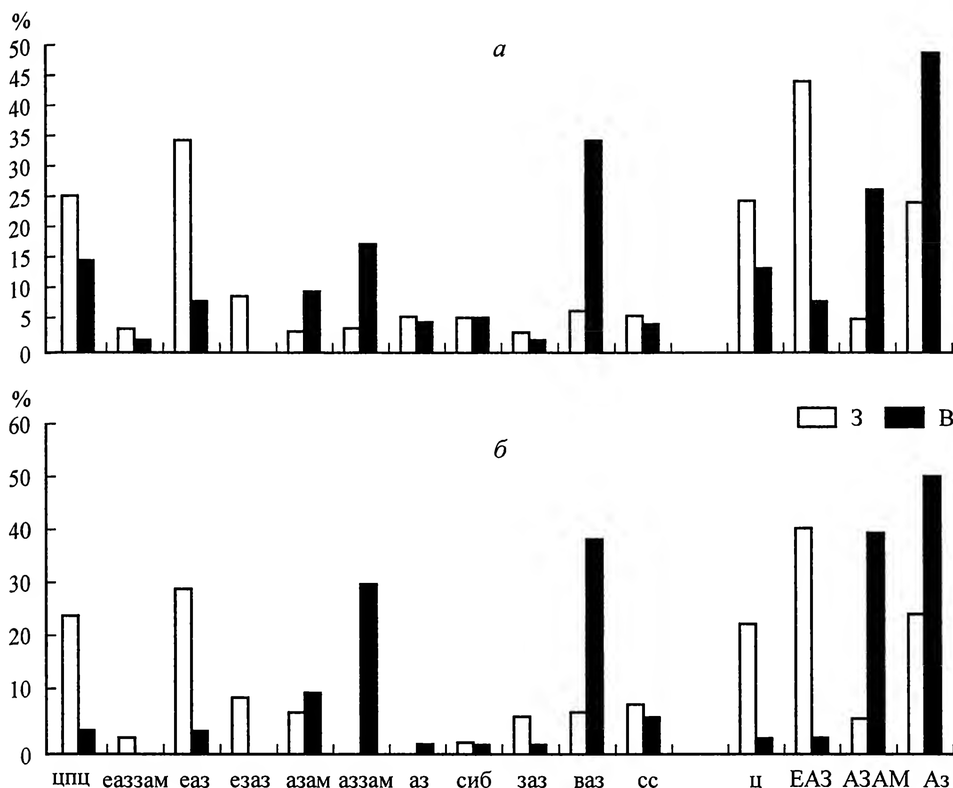


Рис. 4. Соотношение долготных групп и фракций среди восточных (В) и западных (З) дифференциальных видов Таймыра: *а* — для всей территории; *б* — только для тундровой зоны.

Долготные группы: цпц — циркумполярная и почти циркумполярная, еаззам — евразиатско-западноамериканская, еаз — евразиатская, езаз — европейско-западноазиатская, азам — азиатско-американская, аззам — азиатско-западноамериканская, аз — азиатская, сиб — сибирская, заз — западноазиатская, ваз — восточноазиатская, сс — среднесибирская. Долготные фракции: ц — циркумполярная, ЕАЗ — евразиатская, АЗАМ — азиатско-американская, Аз — азиатская.

которых (27 % всего анализируемого списка) не встречаются за пределами своей подзоны.

Для тундровой территории п-ова Таймыр выявлено 594 вида сосудистых растений, из них 93 — только в западном (из которых 41 вид не отмечен на востоке даже в южных районах) и 88 — только в восточных секторах. Из этих специфичных для обоих секторов видов по-настоящему дифференциальными можно считать лишь те, которые свойственны только тундровой зоне и южнее не отмечены даже за пределами своего сектора. Это 41 вид на западе и 56 — на востоке.

При сравнительном анализе дифференциальных «западных» и «восточных» видов тундровой зоны Таймыра обнаруживаются те же закономерности, что и для всего Таймыра в целом (рис. 3, *б*; 4, *б*). Среди «западных» больше видов бореальной (48.8 %) и меньше арктической фракции — 43.9 %, а среди «восточных» 60.7 % составляют арктические виды и всего 10.7 % — виды бореальной фракции. Как и во флоре в целом, на востоке среди дифференциальных видов значительно (более чем в 4 раза) выше доля видов гипоарктической фракции — 26.8 против 7.3 % на западе (там их всего 3 вида). Те же закономерности проявляются и в соотношении долготных фракций: на востоке абсолютно преобладают виды азиатской (50 %) и

азиатско-американской (41.1 %) фракций, а на западе выше всего доля евразиатской фракции (41.5 %), но достаточно много циркумполярных (24.4 %) и азиатских (26.8 %) видов при почти отсутствующих азиатско-американских (3 вида — 17.3 %). В западной группе больше всего видов, связанных с долинной лугово-кустарниковой растительностью, а в восточной почти половина видов экологически связана с горными местообитаниями.

Выводы

Изложенные выше результаты позволяют сделать вывод о значительной флористической гетерогенности Таймырской подпровинции в границах, которые приняты в системе флористического районирования Арктики (Юрцев и др., 1978). Региональные флоры западной (бассейны рек Енисея, Пясины и мелких рек бассейна Карского моря) и восточной (бассейны рек Ленивой, Таймыры, Хатанги и рек бассейна моря Лаптевых) частей заметно дифференцируются по наличию большого числа специфичных для своего сектора видов: 121 на западе и 119 на востоке (а в пределах только тундровой зоны 93 на западе и 89 на востоке), а также по изменению параметров географической и таксономической структуры.

Видовое богатство РФ западной и восточной частей Таймыра почти равновелико, но таксономическая структура их не тождественна. Как в региональных флорах запада и востока территории в целом, так и среди специфичных видов почти всех подзон этих секторов, в западной части наблюдается более высокая роль семейств *Asteraceae*, *Salicaceae*, *Apiaceae* и родов *Salix*, *Ranunculus*, а в восточной — *Brassicaceae*, *Papaveraceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae* и родов *Poa*, *Draba*, *Papaver*, *Potentilla*, *Oxytropis*, *Artemisia*.

Различия в географической структуре региональных флор восточного и западного секторов сильнее проявляются в соотношении долготных географических групп. Для западного сектора повсеместно отмечаются более высокая доля видов циркумполярной фракции, более высокое участие видов евразиатской и европейско-западноазиатской групп и евразиатской фракции в целом. В восточном секторе во всех подзонах выше доля видов азиатско-американской и азиатской фракций, причем в последней преимущественно за счет резкого возрастания к востоку доли восточноазиатских видов. Особенно ярко проявляются эти тенденции при сравнении географической структуры групп видов, свойственных только одному из секторов (табл. 3).

Среди широтных фракций во флоре западной части как в целом, так и в отдельных подзонах наблюдается более высокий процент бореальных видов и всей бореальной фракции. На востоке, напротив, во всех случаях выше доля арктической фракции в основном за счет метаарктических и в меньшей степени арктоальпийских видов. Гипоарктическая фракция на всем профиле от арктических тундр до северотаежной подзоны представлена и на западе, и на востоке примерно в равных пропорциях, но в группе видов, свойственных только одному из секторов, ее доля значительно выше в восточном (табл. 2).

К дифференциальным видам секторов нами отнесены виды, встречающиеся только на территории конкретного сектора и относительно постоянные в его пределах (Юрцев, 1983), т. е. встречающиеся по крайней мере в двух из выделенных 4 широтных полос (преимущество отдавалось тундровым подзонам). Из всех видов, произрастающих только в западной части, этим условиям отвечают всего 6: *Puccinellia jenisseiensis* (эндемик), *Larix sibirica*, *Alopecurus pratensis*, *Eremogone*

polaris, *Papaver lapponucim* subsp. *jugoricum*, *Taraxacum nivale* (неэндемичные дифференциальные виды). К условно дифференциальным, обычным на Западном Таймыре, где проходит восточная граница их ареала в Арктике и Субарктике, и иногда единично встречающимся на крайнем западе Восточного Таймыра, относятся *Poa alpina*, *Salix phylicifolia*, *S. lapponum*, *Aconitum baicalense*, *Arabis alpina*, *Ribes glabellum*, *Pedicularis compacta*.

Дифференциальных видов восточной части намного больше — 15. Это *Draba taimyrensis*, *Oxytropis putoranica*, *Taraxacum byrrangica* (эндемики), *Saxifraga jurtzevii*, *Phippsia algidiformis*, *Leymus interior*, *Kobresia simpliciuscula*, *Eremogene formosa*, *Papaver leucotrichum*, *Braya aënea*, *Potentilla subvahliana*, *Oxytropis deflexa*, *Pedicularis villosa*, *Artemisia furcata*, *A. sericea* (неэндемичные дифференциальные виды). К условно дифференциальным видам, единично встреченным на Западном Таймыре в переходной зоне, но более характерным для востока и там часто обычным, относятся *Puccinellia byrrangensis*, *Larix gmelinii*, *Calamagrostis purpurascens*, *Poa pseudoabbreviata*, *Puccinellia neglecta*, *Elymus macrourus*, *Kobresia myosuroides*, *K. sibirica*, *Carex krausei*, *Papaver minutiflorum*, *P. paucistaminum*, *P. variegatum*, *Braya siliquosa*, *Cardamine microphylla*, *Lesquerella arctica*, *Draba barbata*, *D. groenlandica*, *D. ochroleuca*, *D. pohlei*, *D. sambukii*, *Ribes triste*, *Oxytropis mertensiana*, *O. middendorffii*, *O. tichomirovii*, *Hedysarum dasycarpum*, *Gentianopsis barbata*, *Endocellion glaciale*, *Taraxacum phymatocarpum*, *Crepis nana*.

Все отличия в составе и структуре региональных флор западного и восточного секторов Таймыра, прежде всего, отражают различие климатических и геоморфологических условий этих территорий и примыкающих к нему гор и предгорий Среднесибирского плато. Более высокая роль метаарктических и арктоальпийских видов, а также традиционно «арктических» семейств и родов на востоке обусловлена, в частности, континентальностью климата, преобладанием горного рельефа с выраженной высотной поясностью, наличием рек, берущих начало в северных горах; иногда горные виды по их долинам проникают и в равнинные южные тундры. С другой стороны, доминирование видов бореальной фракции на западе, а также особенности таксономической структуры флоры этого сектора обусловлены как более мягким климатом, так и наличием такого мощного фактора расселения южных видов на север, как долина р. Енисей.

Различия в соотношении долготных фракций обусловлены в основном историческими причинами. Наличие на востоке большого числа восточноазиатских и особенно азиатско-американских видов могут объясняться интенсивным флористическим обменом с восточными районами Арктики и Субарктики в криоаридные периоды последних оледенений, поскольку на востоке п-ова Таймыр оледенения не были покровными. Обмен мог осуществляться как по осушенному океанскому шельфу, на что указывают изолированные популяции видов этих групп в горах Бырранга (*Potentilla anachoretica*, *Artemisia arctisibirica*, *Leymus interior*, *Papaver schamurinii*, *Braya pilosa*), так и по более южному пути, из гор Восточной Сибири, откуда на Таймыр и на восток плато Путорана могли проникнуть *Lesquerella arctica*, *Astragalus schelichovii*, *Oxytropis deflexa*, *O. adamsiana*, предковые формы *Oxytropis putoranica* и др. (Юрцев, 1986), заселявшие свободные ото льда пространства. Очень характерно в этом плане обилие на Восточном Таймыре и на северо-востоке плато Путорана криофильно-степных видов, общих с Северной Якутией и горами верховий р. Колымы, причем западнее они практически не встречены. Это *Calamagrostis purpurascens*, *Carex trautvetteriana*, *Gypsophila sambukii*, *Neotorularia humilis*, *Astragalus pseudoadsurgens*, *Phlox sibirica*, *Plantago canescens* s. l., *Aster alpinus*, *Artemisia laciniatiformis* и др., произрастание которых связано как с горны-

ми криофильно-степными лугами, так и с остепненными участками на равнинах. На постоянный флористический обмен с более южными и восточными горными системами косвенно указывает и обилие на востоке метаарктических и арктоальпийских видов.

Преобладающее положение евразиатской фракции на западе Таймыра указывает на общность этого сектора с более западными территориями Арктики и Субарктики, особенно с севером Западной Сибири. Действительно, с флорой восточного Гыдана, судя по имеющимся данным (Ребристая, устное сообщение), сходство достаточно высокое. В то же время у флоры Восточного Таймыра довольно высокое сходство с прилегающими флорами северной Якутии.

Таким образом, с учетом вышесказанного, представляется целесообразным выделить в пределах Таймырской флористической подпровинции 2 сектора — западнотаймырский и восточнотаймырский — в размерах и в границах, примерно соответствующих водосборным бассейнам крупных рек: Енисея, Пясины, с одной стороны, и Ленивой, Таймыры, Хатанги и рек бассейна моря Лаптевых — с другой (рис. 2). Естественно, что, как и при проведении любого биогеографического районирования, граница между этими выделами размыта, особенно в подзоне северных гипоарктических тундр, в области гор и предгорий Бырранга.

Пока остается открытым вопрос о статусе этих выделов. Считать ли их внутренними подразделениями (округами) Таймырской подпровинции или правильнее отнести западную, меньшую по площади, часть Таймыра к Ямало-Гыданской подпровинции Европейско-Западносибирской флористической провинции? Возможно, это было бы логичнее с точки зрения соответствия флористического и геоботанического (Александрова, 1977) районирования, тем более что самая восточная часть п-ова Гыдан также относится к бассейну р. Енисея, но для принятия определенного решения требуется анализ большего количества фактического материала.

Благодарности

Я глубоко благодарна всему коллективу Лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН за постоянное внимание к работам ботаников Таймырского заповедника и неоднократно оказанные помощь и консультации. Особая благодарность — инициатору написания данной работы Т. М. Королевой и помогавшим мне ценными замечаниями В. В. Петровскому, О. В. Ребристой, Н. А. Секретаревой. Благодарю также ведущего научного сотрудника заповедника «Таймырский» И. Н. Поспелова за постоянную помощь в работе и составление картографических материалов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. 1977. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 187 с.

Алисов Б. П. Климат СССР. М., 1956. 128 с.

Андреева С. М., Исаева Л. Л., Кинд Н. В., Никольская М. В. Оледенения, морские трансгрессии и климат в позднем плейстоцене и голоцене // Антропоген Таймыра. М., 1982. С. 157—165.

Арктическая флора СССР. Л., 1960—1987. Т. 1—10.

Варгина Н. Е. Флористические материалы из бассейна р. Хатанги (юго-восточный Таймыр) // Вестн. ЛГУ. 1975. № 21. С. 75—81.

Варгина Н. Е. Флористические материалы из окрестностей пос. Хатанга (Таймыр) // Вестн. ЛГУ. 1977. 21. С. 58—68.

Варгина Н. Е. Флористические материалы из окрестностей пос. Жданиха (Таймыр) // Вестн. ЛГУ. 1978а. № 15. С. 49—58.

Варгина Н. Е. Флора сосудистых растений // Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л., 1978б. С. 65—86.

Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений окрестностей озера Собачье (Ыт-Кюэль), плато Путорана, север Средней Сибири // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 8. С. 25—45.

Зарубин А. М., Лесков О. В., Резяпкина Н. А. К флоре бассейна р. Лукунской (правобережье р. Хатанги) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 94—102.

Исаева Л. Л., Кинд Н. В. О противоречиях в интерпретации масштаба последнего позднеплейстоценового оледенения // Антропоген Таймыра. М., 1982. С. 165—168.

Кожевников Ю. П. Сосудистые растения бассейна р. Малахай-Тари (юго-восток гор Бырранга) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1362—1371.

Кожевников Ю. П. Сосудистые растения // Горные фитоценотические системы Субарктики. Л., 1986. С. 45—76.

Кожевников Ю. П. Сосудистые растения бассейна реки Большая Боотанкага (горы Бырранга) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 39—51.

Кожевников Ю. П. Флористические особенности приенисейской лесотундры // Бот. журн. 1996а. Т. 81. № 2. С. 68—82.

Кожевников Ю. П. Растительный покров Северной Азии в исторической перспективе. СПб. 1996б. 393 с.

Кожевников Ю. П. Растительный покров окрестностей поселка Волочанка (центральная часть Южного Таймыра) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 7. С. 78—90.

Куваев В. Б., Ващенкова Е. Н. О флоре сосудистых растений окрестностей бухты Медуза (биологическая станция «Виллем Баренц», Северо-Западный Таймыр) // Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря. М., 1994. Т. 2. С. 97—120.

Куваев В. Б., Кожевникова А. Д., Шелгунова М. Л. Флора и растительность окрестностей бухты Книповича (Северный Таймыр) // Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря. М., 1994а. Т. 2. С. 44—74.

Куваев В. Б., Кожевникова А. Д., Гудошников С. В. и др. Растительный покров острова Сибирякова. Опыт комплексного флористического и геоботанического исследования. М., 1994б. 138 с.

Матвеева Н. В. Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 78—109.

Матвеева Н. В. Две поездки на остров Большой Бегичев (краткий очерк флоры и растительности) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 11. С. 1543—1559.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений окрестностей пос. Кресты // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 101—117.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений северо-западной части полуострова Таймыр // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 1—20.

Полозова Т. Г., Тихомиров Б. А. Сосудистые растения района Таймырского стационара (правобережье Пясины близ устья Тареи, Западный Таймыр) // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971. С. 161—197.

Поспелов И. Н., Поспелова Е. Б. Повторная инвентаризация флоры низовий реки Бикады (Яму-Неру, Таймыр) через 70 лет // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 13—29.

Поспелова Е. Б. Флора сосудистых растений юго-восточных предгорий Бырранги (район озера Прончищева) // Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря. М., 1994а. Т. 2. С. 72—93.

Поспелова Е. Б. Флора северной части бассейна р. Логата (Центральный Таймыр) // Бот. журн. 1994б. Т. 79. № 1. С. 14—24.

Поспелова Е. Б. Флора сосудистых растений района озера Левинсон-Лессинга (горы Бырранга, Центральный Таймыр) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 58—64.

Поспелова Е. Б. К флоре сосудистых растений Центрального и Восточного Таймыра // Исследование природы Таймыра. Вып. 3. Красноярск, 2002. 75 с.

Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. Парциальные флоры двух смежных ландшафтов подзоны типичных тундр Центрального Таймыра: эколого-топологическая дифференциация // Бот. журн. 1998. Т. 82. № 12. С. 28—47.

Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. Особенности флоры сосудистых растений гор Бырранга, Таймыр // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 12. С. 1—16.

Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. Программа долгосрочного мониторинга локальных флор Арктики: дополнения и изменения во флоре Ары-Маса (Восточный Таймыр) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 2. С. 145—164.

Рогачева Э. В., Сыроечковский Е. Е. Енисейская биогеографическая граница — основа повышенного биоразнообразия Приенисейской Сибири // Сохранение биологического разнообразия Приенисейской Сибири: Матер. 1-й Межрегион. научн.-практ. конф. по сохранению биолог. разнообразия Приенисейской Сибири. Ч. 1. Красноярск, 2000. С. 3—4.

Сафронова И. Н., Соколова М. В. Сравнительная характеристика четырех конкретных флор гор Бырранга (Таймыр) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 718—731.

Секретарева Н. А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 131 с.

Серебряков И. Г. Материалы к флоре долины реки Пясины // Уч. записки МГПИ. М., 1960. Т. 57. С. 147—198.

Соколова М. В. Флора и растительность центральной части гор Бырранга (Западный Таймыр) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 11. С. 1499—1505.

Тихомиров Б. А. К характеристике флоры западного побережья Таймыра. Петрозаводск, 1948. 85 с.

Тихомиров Б. А. Флора района раскопок таймырского мамонта // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л. 1966. С. 122—134.

Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра. Ч. 1—3 // Тр. Полярной комиссии АН СССР. Л., 1932. Вып. 8. 126 с. Вып. 13. 75 с.; 1935. Вып. 25. 80 с.

Толмачев А. И., Юрцев Б. А. История арктической флоры в ее связи с историей Северного Ледовитого океана // Северный Ледовитый океан в кайнозое. Л., 1970. С. 87—100.

Украинцева В. В. История биогеоценозов Таймыра за последние 55 тысяч лет // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1308—1317.

Украинцева В. В., Кожевников Ю. П. Растительный покров района находки Таймырского мамонта (Юго-восточный Таймыр, р. Большая Лесная Рассоха) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 7. С. 987—992.

Флора Путорана. Материалы к познанию особенностей состава и генезиса горных субарктических флор Сибири. Новосибирск, 1976. 245 с.

Флора Сибири. Новосибирск, 1987—1997. Т. 1—13.

Ходачек Е. А., Соколова М. В. Ботанико-географическая характеристика широтного профиля северо-западного побережья полуострова Таймыр (бассейн реки Ленивой) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 4. С. 563—581.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 222 с.

Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л., 1966. 93 с.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л., 1974. 159 с.

Юрцев Б. А. О количественной оценке «веса» видов при флористическом районировании // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1145—1151.

Юрцев Б. А. Род *Oxytropis* // Арктическая флора СССР. Л., 1986. Вып. 9/2. С. 61—146.

Юрцев Б. А. Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 7—20.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое разграничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Юрцев Б. А., Зверев А. А., Катенин А. Е. и др. Пространственная структура видового разнообразия локальных и региональных флор Азиатской Арктики // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 11. С. 1689—1727.

SUMMARY

On the base of analysis of the floras of 96 key plots, regional vascular plant floras (RF) are compared of the western and eastern parts of Taimyr Peninsula and adjacent areas of Putorana and Anabarskoye Plateaus. The distinctions are shown in the composition, taxonomic and geographical structure of the RFs of the western and eastern parts as a whole, and the floras of individual sectors within different botanical geographical subzones. The question of the subdivision of the western and eastern Taimyr Subprovince into separate phytochorias of lower rank, or their accession to adjacent phytochorias is discussed.

УДК 581.9 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 12

© О. В. Хитун,[1] А. А. Зверев,[2] О. В. Ребристая[1]

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ШИРОТНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ ЛОКАЛЬНЫХ И ПАРЦИАЛЬНЫХ ФЛОР ЗАПАДНОСИБИРСКОЙ АРКТИКИ

O. V. KHITUN, A. A. ZVEREV, O. V. REBRISTAYA.

THE CHANGE OF LATITUDIAL GEOGRAPHIC ELEMENTS STRUCTURE OF THE LOCAL AND PARTIAL FLORAS IN THE WEST SIBERIAN ARCTIC

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: khitun-olga@yandex.ru
[2] Томский государственный университет
634050 Томск, ул. Ленина, 36
E-mail: zverev@ecos.tsu.ru
Поступила 24.11.2006
Окончательный вариант получен 22.03.2007

Изучены 10 локальных флор (ЛФ) на широтном градиенте в центральной части Западносибирской Арктики и парциальные флоры (ПФ) типов экотопов в каждой из ЛФ. Показано, что соотношение географических элементов в ЛФ определяется ее зональным положением, но складывается оно из вкладов разных ПФ, в которых эти элементы представлены различно и структура которых отличается от таковой ЛФ. Спектры ПФ зональных местообитаний и части интразональных (обдуваемых ветром взлобков, крутых склонов-яров, нивальных подножий склонов) имеют более северный характер, а других интразональных (днищ лощин, проточных депрессий с болотами, водоемов) — более южный характер. Сравнение географической структуры ПФ одинаковых по положению в рельефе интразональных местообитаний показывает, что и она отражает зональное положение флоры.

Ключевые слова: широтные географические элементы, локальная флора, парциальная флора, Западносибирская Арктика.

Изучение флоры подразумевает не только выявление таксономической принадлежности слагающих ее видов, но и анализ их географического распространения и происхождения (Толмачев, 1974). Критерием отнесения видов к тому или иному географическому элементу флоры служит сходство их современного географического распространения (Шмидт, 2005). В связи с экологическими, биоморфологическими, ценотическими и миграционными особенностями практически не встречаются виды с абсолютно идентичными ареалами. Неповторимостью распространения видов определяется невозможность создания единой классификационной схемы ареалов, потому и существует значительное число разных схем (Hultén, 1958; Böcher, 1963; Meusel et al., 1965; Jäger, 1968; Камелин, 1973; Юрцев и др., 1979; Кучеров, Науменко, 2000).

Существуют разные подходы к выделению географических элементов флоры. *Хорииономические* географические элементы (Юрцев, Камелин, 1991; Глазкова, 2000) отражают положение ареала вида в системе выделов ботанико-географического (Лавренко, Исаченко, 1976) или флористического районирования земли (Тахтаджян, 1978).

При анализе региональных, локальных и парциальных флор северных территорий отечественными ботаниками (Ребристая, 1977; Бубырева, 1988; Поспелова, 1998; Хитун, 1998, 2005; Шмидт, 2005, и др.) широко используются *координатные* географические элементы. В основе их выделения лежит предложенный Б. А. Юрцевым (1968) «принцип биогеографических координат», основанный на рассмотрении ареала вида в системе географических зон (Юрцев, Камелин, 1991). Одним из последних примеров его применения является сводка сосудистых растений Российской Арктики (Секретарева, 2004), где система широтных элементов

основана на отражении присутствия вида в широтном диапазоне ботанико-географических подзон Арктики с учетом распространения видов вне Арктики в бореальной зоне, как в равнинных, так и в горных районах. Однако сам автор метода отмечал (Юрцев, 1968), что в большинстве случаев приходится говорить об основном ареале, о зональной приуроченности его «центра тяжести» имея в виду не только присутствие, но и регулярность встречаемости вида (Юрцев, Камелин, 1991). Некоторые авторы основываются на ценотической роли вида в той или иной зоне (подзоне) (Носова, 1973; Ребристая, 1977; Матвеева, Заноха, 1997). В пределах Арктики для различных ее регионов выделялось от 5 до 11 широтных элементов (Толмачев, 1932; Porsild, 1964; Тихомиров и др., 1966; Ребристая, 1977; Юрцев и др., 1979; Ребристая и др., 1989). И. Б. Кучеров и Н. И. Науменко (2000) дополнили понятие «центр тяжести» границей естественного сплошного распространения видов. При сходстве современного широтного распространения они проводили дальнейшее разграничение флорогенетически разнородных групп видов по предполагаемому направлению миграций в позднепослеледниковые периоды. Особым аспектом анализа флор является выделение миграционных элементов, совмещение их с зональными, что позволяет восстановить формирование региональных флор (Миняев, 1965, 1969). Своеобразным подходом, дающим материал для исторических интерпретаций, в частности для выделения миграционных историко-типологических элементов, является выделение «релятивных элементов» (Юрцев, Камелин, 1991), устанавливаемых по положению условного центра общего ареала вида относительно контура изучаемой региональной флоры.

Таким образом, выделение географических групп разными авторами проводится в широком диапазоне от формализованного географического до миграционно-генетического, что зависит от целей исследования и особенностей региона.

В вопросе о том, как относить виды к тому или иному географическому элементу нет единства, хотя казалось бы необходимо лишь проанализировать ареал вида. Наибольшая сложность заключается в том, что распространение вида может существенно различаться в разных секторах Арктики. Если амплитуда широтного распространения вида в разных долготных секторах неодинакова, или, напротив, в разных широтных полосах долготная амплитуда существенно разнится, при анализе данной региональной флоры приходится в первую очередь учитывать поведение вида в данном секторе или данной широтной полосе (Юрцев, Камелин, 1991). Правомерно говорить о региональных географических элементах (Юрцев, Камелин, 1991), не выделяя которые фактически нельзя отразить особенности флоры региона (Böcher, 1963; Кучеров, Науменко, 2000).

Отнесение видов к различным географическим группам нами проведено на основе анализа ареалов с учетом поведения в Западносибирском секторе (Ребристая и др., 1989; Арктическая флора СССР; Флора Сибири; Юрцев и др., 1979; Hultén, 1971; Hultén, Fries, 1986). Принятые широтные географические элементы объединяются в следующие фракции: <u>арктическая</u> — собственно арктические, метаарктические и арктоальпийские виды; <u>гипоарктическая</u> — гипоарктические и гипоарктомонтанные[1] виды; <u>бореальная</u> — собственно бореальные и арктобореальные (включая полизональные) виды. Синонимичные наименования этих фракций в некоторых работах по Таймыру и Чукотке — криофитная, гемикриофитная, некриофитная (Юрцев, 1981; Соколова, 1985; Юрцев и др., 2001) — на наш взгляд

[1] Ранее нами (Ребристая, 1977; Ребристая и др., 1989; Хитун, 1998) употреблялся менее точный, но часто используемый термин «гипоарктоальпийские», но эти виды растут и в подгольцовом поясе гор, так что слово «монтанные» более удачно отражает их распространение.

некорректны, поскольку отражают не хорологические, а экологические понятия, что отмечали также Ю. И. Чернов и Н. В. Матвеева (2002). Наши характеристики (Ребристая и др., 1989; Хитун, 2002, 2003) в некоторых случаях расходятся с приведенными в сводке Н. А. Секретаревой (2004).[2] В этой статье мы не обсуждаем долготные географические элементы и фракции, поскольку сравнение долготной структуры показательно на уровне подпровинций (Юрцев и др., 2001), в пределах же одной Западносибирской подпровинции и тем более на внутриландшафтном уровне существенных различий в соотношении долготных фракций не выявлено (Хитун, 1998, 2002).

Цель этой работы — показать различия в соотношении широтных географических элементов в локальных и слагающих их парциальных флорах и изменение этих соотношений на зональном градиенте.

Материал и методика

В экспедициях Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН О. В. Хитун и О. В. Ребристой был собран материал по флоре и растительности 10 пунктов в меридиональном створе на севере Западной Сибири (на Тазовском и Гыданском полуостровах) (рис. 1). Пункты были обследованы радиальными маршрутами длиной 5—7 (до 10) км от базового лагеря. В регионе выделено 20 типов экотопов — по 15—18 типов в каждом из исследованных пунктов (Хитун, 1998). Во всех типах экотопов в каждом из обследованных пунктов в 5—10-кратной повторности делали геоботанические описания. На их основе с помощью интегрированной ботанической информационной системы «IBIS» (Зверев, 1998) получены сводные списки парциальных флор (ПФ) каждого из типов экотопов в каждой из локальных флор (ЛФ). В системе «IBIS» были созданы пользовательские фактор-множества («широтные элементы», «долготные элементы», «широтные фракции» и т. п.) и все виды флоры региона разнесены по их элементам. Сводные таблицы локальных и парциальных флор были преобразованы в таблицы фактор-множеств и проанализированы с помощью мер сходства Сёренсена—Чекановского для весовых множеств (Юрцев, Сёмкин, 1980), матрицы расстояний экспортированы в программу NTSYS, в которой выполнен иерархический агломеративный кластерный анализ и построены дендрограммы методом взвешенного среднеарифметического связывания. С помощью опции «работа с блоком» в системе «IBIS» вычислены коэффициенты сходства ЛФ (мера Сёренсена—Чекановского) по составу представителей каждой из фракций по отдельности. Состав большинства изученных локальных флор нами опубликован (Ребристая и др., 1989; Ребристая, Хи-

[2] Нами не выделена группа плюризональных видов. Относимые другими авторами (Секретарева, 2004; Шмидт, 2005) в эту группу виды в изученном нами регионе не представлены, лишь несколько видов переувлажненных местообитаний (*Equisetum fluviatile*, *E. palustre*, *Hippuris vulgaris*, *Rorippa palustris*) заходят в южные тундры и нами рассматриваются как бореальные. В ряде случаев разночтения со сводкой Н. А. Секретаревой касаются отнесения видов к группе арктобореальных или гипоарктических видов. Эти группы очень сложно разграничить, тем более принимая во внимание изменение ценотической роли вида в разных частях ареала. В нескольких случаях расхождения касаются других групп: так, *Equisetum pratense* в нашем секторе имеет сугубо бореальное (а не арктобореальное) распространение, лишь немного заходя в южные тундры; *Carex glareosa* отнесена к арктическим (а не гипоарктическим) видам, поскольку она гораздо шире распространена на севере Гыданского п-ова, чем в его южной части, а *Carex arctisibirica* — к гипоарктическим (а не метаарктическим) видам. Последняя — вид гипоарктический по зональной амплитуде распространения — в нашем секторе имеет высокую ландшафтную активность в южных и северных гипоарктических тундрах, а на о-ве Шокальского роль его понижается.

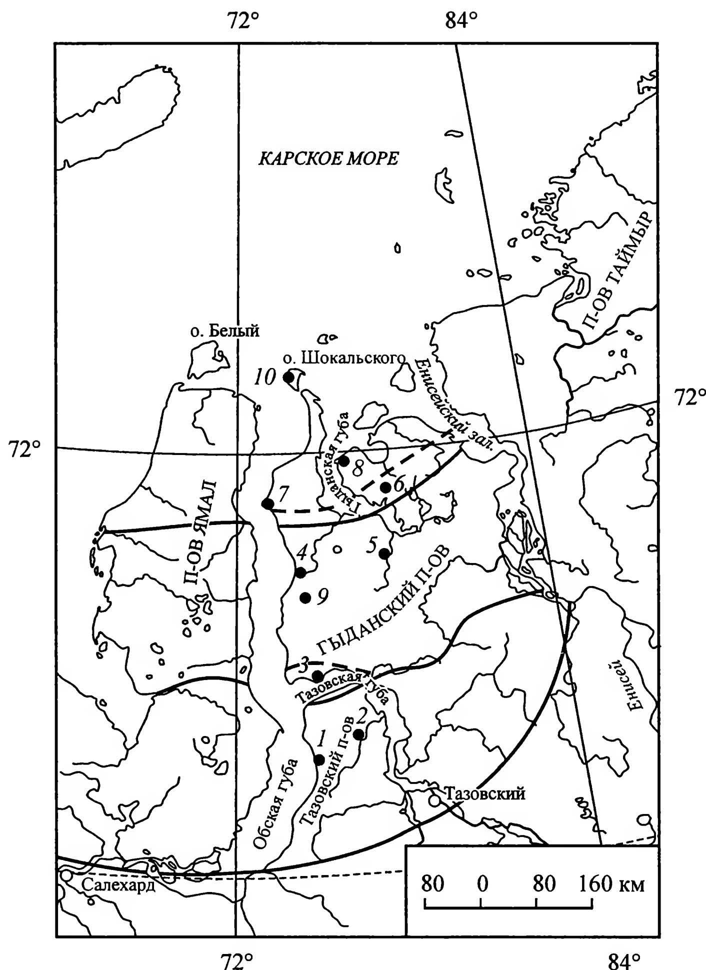


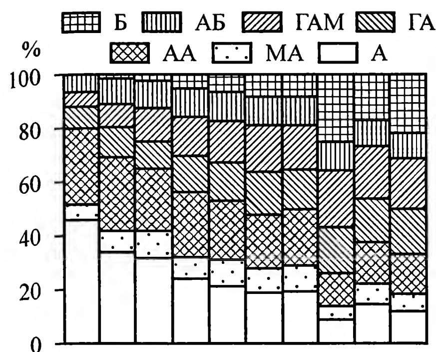
Рис. 1. Местонахождение исследованных локальных флор.

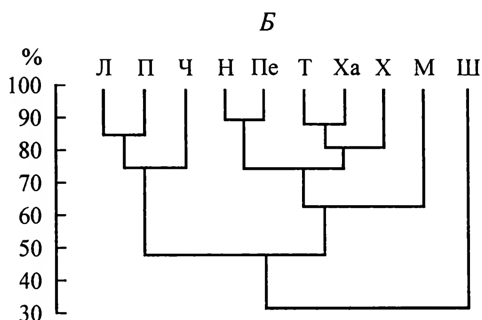
Сплошная жирная линия — граница подзон (по: Юрцев и др., 1978), пунктиром показана корректировка ее положения согласно нашим данным. Пункты исследования в подзоне южных гипоарктических тундр: *1* — низовья р. Лайяха (Л); *2* — низовья р. Пойловаяха (П); *3* — низовья р. Чугорьяха (Ч). В подзоне северных гипоарктических тундр: *4* — низовья р. Тиникъяха (Т); *5* — верхнее течение р. Нгарка-Нгынянгсё (Н); *6* — южная часть п-ова Мамонта, нижнее течение р. Хальмеръяха (Ха); *9* — низовья р. Пейпто (Пе). В подзоне арктических тундр: *7* — п-ов Явай, окрестности мыса Хонорасале (Х); *8* — п-ов Мамонта, близ мыса Матюйсале (М); *10* — о-в Шокальского (Ш).

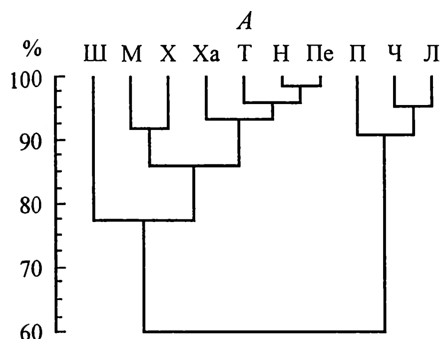
тун, 1994; Хитун, Ребристая, 1998; Ребристая, 2002; Хитун, 2002, 2003), но сравнительный анализ географической структуры локальных и парциальных флор Гыданского и Тазовского полуостровов по всему широтному градиенту публикуется впервые.

Результаты и их обсуждение

В сводной флоре 10 ЛФ, изученых ЛФ в долготном створе центральной части Западносибирской Арктики, отмечено 332 вида и подвида сосудистых растений. В их числе преобладают виды арктической фракции (148 видов, 45 % флоры) и почти поровну представлены представители гипоарктической (98 видов, 29 %) и боре-







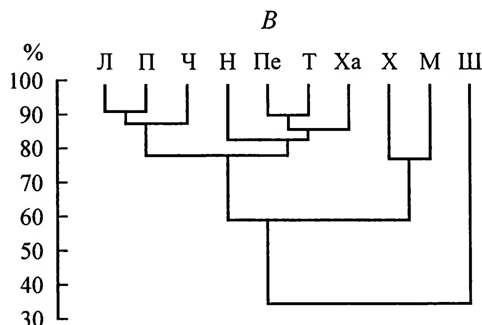


Рис. 2. Дендрограмма сходства локальных флор по широтной географической структуре, совмещенная с диаграммой (*А*) и дендрограммы сходства по представителям бореальной (*Б*) и гипоарктической (*В*) фракций.

На оси ординат в диаграмме — доля географических элементов в ЛФ, в дендрограммах — коэффициенты Сёренсена—Чекановского, в А — для весовых множеств. Буквами на *А* обозначены ЛФ (см. подпись к рис. 1). Географические элементы: А — арктические, МА — метаарктические, АА — арктоальпийские, ГАМ — гипоарктомонтанные, ГА — гипоарктические, АБ — арктобореальные, Б — бореальные. Ш — флора «Остров Шокальского».

альной (86 видов, 26 %) фракций. В сводке Н. А. Секретаревой (2004), составленной по литературным данным для флоры всего Западносибирского сектора Арктики с учетом и более южно расположенных ЛФ, приводятся близкие соотношения: арктическая фракция — 188 видов, 46 %; гипоарктическая — 101 вид, 25 %; бореальная — 118 видов, 29 % (цит. соч., стр. 120). Такие соотношения несомненно отражают уникальность условий и истории развития данного региона.

На широтном градиенте в составе ЛФ четко проявляется уменьшение к северу числа и доли видов бореальной и гипоарктической фракции и рост арктической фракции (рис. 2, *А*). По соотношению географических элементов ЛФ группируются (сходство выше 90 %) согласно своему подзональному положению (рис. 2, *А*). Коэффициенты сходства высоки (около 80 %) и при сравнении видового состава ЛФ из одной подзоны. Проанализировав сходство по представителям каждой из фракций по отдельности, мы получили более низкие коэффициенты и некоторую перегруппировку (рис. 2, *Б*, *В*). Островная арктическая флора «Остров Шокальского» по всем фракциям, взятым по отдельности, оказалась обособленной и присоединяется ко всему блоку материковых флор на более низком уровне сходства. Кластер ЛФ из южных гипоарктических тундр очень стабилен и неизменен при любом анализе. Северо-гипоарктические и арктические флоры только по сходству состава представителей гипоарктической фракции сгруппировались так же, как и

по полным спискам, а по арктической и бореальной фракциям группировка оказалась иная — материковые арктические флоры на более низком уровне связи примыкают к гипоарктическим, не образуя собственного кластера. Поскольку такой раздельный анализ ни на каком другом материале ранее не проводился, трудно интерпретировать полученные различия. Сравнение видовых списков 2 арктических гыданских ЛФ «Хонорасале» и «Матюйсале» показывает, что в числе видов, встреченных только в одной из флор, наибольшее количество представителей именно этих фракций.

Ранее (Хитун, 2003, 2005) мы писали о необходимости уточнения положения северной границы гипоарктических тундр на Гыданском п-ове. Относимая нами к арктическим тундрам ЛФ «Хонорасале» лежит фактически на этой границе (Хитун, Ребристая, 1998), а располагавшаяся согласно схеме зонального деления (Юрцев и др., 1978) в подзоне арктических тундр ЛФ «Хальмеряха» на самом деле является северо-гипоарктической (Хитун, 2003). Наличие в этих флорах не типичных для их подзоны элементов (бореальных или арктических видов, найденных 1—2 раза) обусловило наблюдаемую на дендрограммах «нечеткость» структуры. Она же, по-видимому, является причиной и другой обнаруженной нами особенности. Каким бы способом мы не проводили сравнение, северо-гипоарктические и арктические ЛФ объединяются в один блок (рис. 2, *А—В*). Это несколько неожиданно, учитывая, что границе северных гипоарктических и арктических тундр, как границе гипоарктического пояса, придается больший вес (Юрцев и др., 1978). Мы построили предварительные рабочие дендрограммы для выборки ЛФ Ямала (по данным О. В. Ребристой) и Таймыра (по литературным данным), на них гипоарктические флоры объединились в один блок, а арктические — в другой.

Одной из причин высокого сходства всех изученных ЛФ является наличие обширной группы видов, встречающихся по всему 700-километровому широтному профилю, что, по-видимому, обусловлено однообразием ландшафтов и господством кислых торфянистых почв. Во всех без исключения ЛФ встретились 46 видов, 20 видов отсутствуют только на о-ве Шокальского. Это 20 % сводной флоры, а в каждой из ЛФ участие таких видов составляет от 31 до 46 %. На гораздо более компактном (около 100 км) широтном профиле в низовьях р. Колымы доля повсеместно присутствующих видов менее 10 % (Королева, Петровский, 2000), что говорит о гораздо большем разнообразии и резкой смене условий в этом районе.

Представленность географических фракций в группе повсеместно встреченных видов иная, чем в сводной флоре. Абсолютно преобладает арктическая фракция (30 видов), а в ней — арктоальпийцы (18). В их числе *Arctagrostis latifolia*, *Poa arctica*, *Poa alpigena* subsp. *alpigena*, *Hierochloë alpina*, *Juncus biglumis*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Carex lachenalii*, *Luzula confusa*, *Lloydia serotina*, *Salix nummularia*, *S. polaris*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga cernua*, *S. hieracifolia* и др. По-видимому, их адаптивные возможности выше, чем у собственно арктических видов. Виды гипоарктической фракции и арктобореальные представители бореальной фракции составляют 1/3 этой группы. Бореальных видов среди повсеместно встреченных нет.

Рассмотрим структуру локальных и парциальных флор в разных подзонах. В подзоне <u>южных гипоарктических тундр</u> в ЛФ все фракции представлены почти одинаково (27—38 %) при незначительном преобладании гипоарктической (36—38 %), что отличает Западносибирский сектор Арктики от соседних: в восточноевропейских ЛФ («Воркута», «Нямдою») с большим отрывом преобладает бореальная фракция (41—46 %) (Ребристая, 1977), а на Таймыре («Кресты») —

Распределение видов по широтным географическим элементам и фракциям в локальных флорах (ЛФ) Тазовского и Гыданского полуостровов

Элемент, фракция	ЛФ подзоны ЮГТ			ЛФ подзоны СГТ			ЛФ подзоны АТ		
	Лайяха	Пойловаяха	Чугорьяха	Тиникъяха	Нгынянгсё	Хальмеръяха	Хоносасале	Матюйсале	Шокальского
Арктический	25	16	30	36	36	42	55	50	45
Метаарктический	14	10	16	17	18	15	18	12	6
Арктоальпийский	32	22	32	38	37	42	40	41	28
Всего в арктической фракции	**71**	**58**	**78**	**91**	**91**	**99**	**113**	**103**	**79**
Гипоарктический	36	32	35	24	31	24	17	17	8
Гипоарктомонтанный	42	39	40	28	33	25	23	13	6
Всего в гипоарктической фракции	**78**	**71**	**75**	**52**	**64**	**49**	**40**	**30**	**14**
Арктобореальный	19	20	20	18	20	19	17	15	6
Бореальный	47	46	36	11	16	9	4	1	—
Всего в бореальной фракции	**66**	**66**	**56**	**29**	**36**	**28**	**21**	**16**	**6**

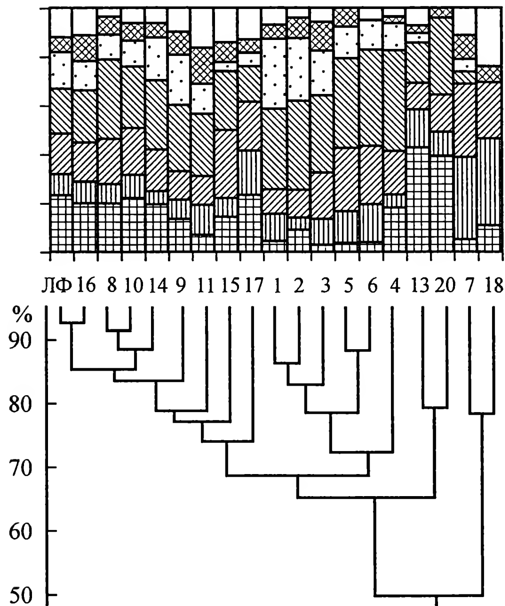
Примечание. ЮГТ — южные гипоарктические тундры, СГТ — северные гипоарктические тундры, АТ — арктические тундры.

арктическая (51 %) (Матвеева, Заноха, 1986). Доля гипоарктической фракции сопоставима лишь в ямальской ЛФ «Хевесё» (34 %), во флорах сопредельных территорий она существенно ниже: в ЛФ «Воркута» — 25 %, в ЛФ «Кресты» — 27 %. Сравнение с колымскими и чукотскими флорами (Юрцев и др., 2001) также подтверждает, что максимальный процент участия гипоарктической фракции в составе ЛФ наблюдается именно в нашем регионе. Гипоарктические виды играют важнейшую роль в сложении растительного покрова этой подзоны в Западносибирской Арктике, к этой группе относятся основные доминанты зональных сообществ, наиболее активные в ландшафте виды *Betula nana*,[3] *Empetrum subholarcticum*, *Ledum decumbens*, *Salix lanata*, *S. glauca*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *V. uliginosum* subsp. *microphyllum*.

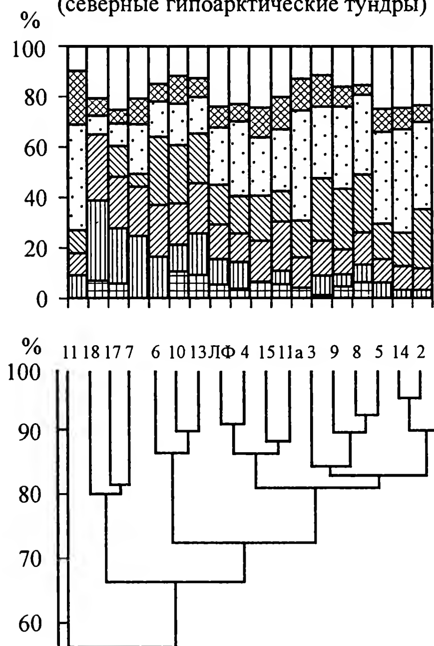
Бореальная фракция уступает гипоарктической как по общему числу видов (см. таблицу), так и по количеству активных, большинство ее представителей — редкие стенотопные виды. Собственно бореальные виды наиболее многочисленны в составе флор Тазовского п-ова (22—25 %); в ЛФ «Чугорьяха» на юге Гыданского п-ова их доля уменьшается до 17 %. Весомое участие бореальных видов в составе ЛФ подзоны южных гипоарктических тундр характерно и для Ямала (Ребристая, неопубликованные данные) и для восточноевропейского Севера (Ребристая, 1977), что связано как со значительным проникновением лесов на север в период голоценового термического оптимума (Толмачев, Ребристая, 1970; Хотинский, 1977), так и с более южным расположением этих тундр как таковых (сравнительно, например, с Таймыром). Сравнение флор на долготном градиенте Азиатской Арктики показало максимальную роль бореальной фракции именно в южных гипоарктических тундрах Ямало-Гыданской подпровинции (Юрцев и др., 2001).

[3] Названия видов сосудистых растений приведены по «Арктической флоре СССР» (1961—1987) с учетом некоторых изменений по сводке С. К. Черепанова (1995) и Н. А. Секретаревой (2004).

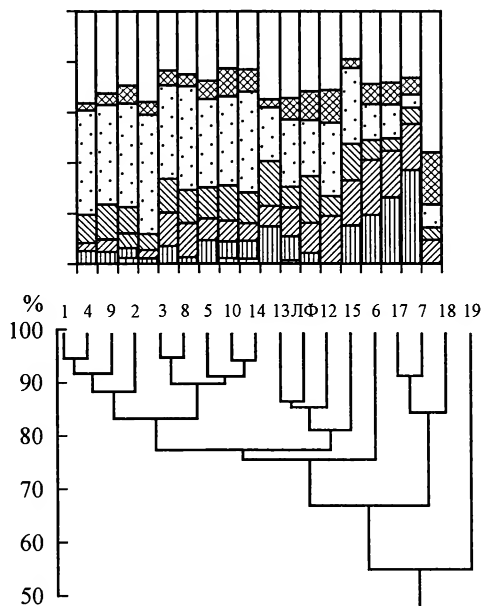
А. «Лайяха»
(южные гипоарктические тундры)



Б. «Тиникъяха»
(северные гипоарктические тундры)



В. «Матюйсале»
(арктические тундры)



Доля арктической фракции в «южных» ЛФ колеблется в пределах 26—37 %, однако роль ее представителей в сложении растительного покрова незначительна, за исключением доминирующей в болотных сообществах *Carex concolor*. Прочие ее представители относятся к низкоактивным или неактивным стенотопным видам.

В отличие от локальных флор, где все широтные фракции были представлены почти поровну, в парциальных их соотношение варьирует (рис. 3, А). Группировка ПФ по географическому составу в пределах каждой из локальных не совпадает с тем, как они группируются по сходству видового состава. Наиболее похожие по соотношению широтных элементов ПФ объединяются в кластеры на уровне сходства >80 % (рис. 3, А), по видовому составу порог объединения — 65 % (Хитун, 1998, 2002). Высокое сходство разных ПФ по географической структуре отражает связь последней с климатическими условиями и говорит о ее определенном консерватизме в пределах подзоны.

Группировка ПФ на основе коэффициентов сходства по географическому составу не совсем одинакова в разных ЛФ этой подзоны, но общие тенденции заметны. Гипоарктическая фракция преобладает в большинстве типов экотопов в ЛФ Тазовского п-ова, принимая наибольшее участие (до 60 %) в ПФ экотопов с зональной растительностью (плоские вершины водоразделов, взлобки увалов, повышения в пойме, шлейфы склонов и торфянистые бугры-полигоны — типы 1, 2, 3, 5, 6). Спектры ПФ типов экотопов с зональной и подобной ей растительностью имеют несколько более «северный» характер, чем ЛФ в целом, и разошлись с ней в разные блоки (рис. 3, А).

Проводником бореального элемента являются короткие склоны и их разновидность — выпуклые склоны с ольховником (типы 8 и 20), днища лощин с ивняками (тип 13), депрессии с проточным увлажнением, занятые травяно-моховыми болотами (тип 17). Относительно богаты бореальными видами также береговые вальвы (тип 10). Арктобореальные виды абсолютно преобладают в водных экотопах (тип 18) и мочажинах (тип 7). Некоторые бореальные и арктобореальные виды являются доминантами и содоминантами в освоенных ими экотопах: *Equisetum arvense* subsp. *arvense*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Rubus arcticus*, *Trisetum sibiricum* — на склонах с ольховником; *Trollius asiatica*, *Veronica longifolia* — в лощинных ивняках и нивальных мезофитных луговинах; *Caltha palustris*, *Epilobium palustre* — в травяно-моховых болотах (Хитун, 1991). Но большинство их представителей — все-таки редкие, малочисленные, стенотопные виды, входящие во флористические ядра своих ПФ. Так, для хорошо прогреваемых коротких склонов характерны *Equisetum pratense*, *Carex globularis*, *Polygonum bistorta* subsp. *bistorta*, *Rubus arcticus*, *Pyrola minor*, *Linnaea borealis*, *Campanula rotundifolia*, *Antennaria dioica*, *Vaccinium myrtillus*, *Trientalis europaea*. Эти виды являются реликтами голоценового термического оптимума, сумевшими адаптироваться к изменившимся условиям. Бывшие компоненты темнохвойных или светлохвойных лесов радикально изменили свою

Рис. 3. Диаграммы соотношения широтных географических элементов в парциальных флорах, совмещенные с дендрограммами в пунктах из разных подзон.

На оси ординат в диаграммах — доля географических элементов в ПФ, в дендрограммах — коэффициент Сёренсена—Чекановского для весовых множеств. Арабскими цифрами пронумерованы типы экотопов: 1 — вершины увалов, 2 — взлобки увалов, 3 — повышения на речных террасах, 4 — пологие склоны увалов, 5 — шлейфы, 6 — торфянистые бугры-полигоны, 7 — мочажины с застойным увлажнением, 8 — крутые короткие склоны, 9 — крутые длинные склоны-яры, 10 — дренированные береговые валы, 11 — песчаные раздувы, 12 — песчаные осыпи на обрывах, 13 — днища лощин, 14 — подножия крутых склонов, 15 — свежие суглинистые оползни, 16 — заросшие древние оползневые цирки, 17 — депрессии в долинах с проточным увлажнением, занятые болотами, 18 — водоемы и наилки, 19 — приморские засоленные марши, 20 — выпуклые склоны с ольховником. Сокращения названий географических элементов те же, что и на рис. 2.

экологию, что вызвало изменения в строении тканей (Борисовская, Хитун, 1986) и ультраструктуре клеток (Буболо, 1984).

Именно спектры интразональных экотопов обусловливают зональную оценку флор в целом как южных гипоарктических. Если исключить ПФ коротких и выпуклых склонов, прирусловых валов, днищ лощин, болот и водоемов из состава ЛФ «Лайяха», то представленность географических фракций изменится: число собственно бореальных видов сократится более чем вдвое, число арктобореальных уменьшится до 13, а число видов в гипоарктической фракции уменьшится лишь на 11, а в арктической на 7. Существенно изменится соотношение фракций: бореальная — 21 %, а гипоарктическая и арктическая практически поровну — 40 и 39 %, т. е. станет почти такой же, как в северных гипоарктических тундрах.

Участие видов арктической фракции в составе ПФ в подзоне южных гипоарктических тундр колеблется от 5 % в ольховниках на выпуклых склонах (тип 20) до 45 % на песчаных раздувах и дюнах (тип 11). В последнем случае, хотя доля этих видов и максимальна, абсолютное их число невелико (15). В ПФ вершин (тип 1) и взлобков (тип 2) увалов арктическая фракция составляет около 40 %, причем преобладают арктоальпийские виды. Однако роль их в растительном покрове этих местообитаний мала (кроме *Salix nummularia* на взлобках), они встречаются в ничтожном обилии, преимущественно на пятнах голого грунта. Интересно, что набор этих видов одинаков во всех подзонах: *Festuca brachyphylla*, *Juncus biglumis*, *J. castaneus*, *Luzula nivalis*, *Sagina intermedia*. Около 30 % состава ПФ оползней (типы 15 и 16), нивальных экотопов и водоемов (тип 18) относятся к арктической фракции, но абсолютное количество ее представителей максимально (28) на склонах-ярах (тип 9), причем там существенно и их участие в растительном покрове: *Astragalus alpinus*, *Dryas octopetala*, *Hedysarum arcticum*, *Salix nummularia* нередко доминируют; обильны также *Lloydia serotina*, *Minuartia macrocarpa*. В сводной ПФ яров — максимальное число общих для всех подзон видов, в основном арктоальпийских и гипоарктомонтанных. Важным лимитирующим фактором для арктических видов, предпочитающих минеральный субстрат с кислотностью, близкой к нейтральной, является высокая кислотность почв (в зональных экотопах pH около 4.5). Они приурочены в основном к участкам с нарушенным почвенным покровом, а также к пескам. На таких участках к тому же ослаблена конкуренция, а в Субарктике экспериментально показана низкая конкурентоспособность арктических видов (Henry, Molau, 1997).

В подзоне северных гипоарктических тундр в спектрах ЛФ увеличивается доля арктической фракции, она становится преобладающей (48—56 %), доля бореальной уменьшается до 16—17 %, тогда как доля гипоарктической лишь немного меньше, чем в южных гипоарктических тундрах (28—34 %) (рис. 2, *A*). По абсолютному числу представителей бореального элемента различие с южными тундрами даже еще более резкое — сокращение в 3—4 раза. Выпадает примерно по 10 представителей гипоарктического и гипоарктомонтанного элементов и на столько же больше видов в арктической фракции. Число арктобореальных и метаарктических видов практических не изменилось (см. таблицу). Соотношение географических элементов в наших флорах в этой подзоне такое же, как в восточноевропейских («Усть-Кара») и ямальских («Нгаранато», «Матюйяха»), тогда как в широтно более северно расположенных (но климатически даже более теплых!) таймырских ЛФ («Рагозинка», «Тарея») доля арктической фракции выше (63—66 %), а бореальной — ниже (10—12 %) (Матвеева, Заноха, 1997; Полозова, Тихомиров, 1971). Среди наиболее активных видов в ЛФ преобладают представители арктической фракции, которые являются в них особоактивными (*Poa alpigena*

subsp. *alpigena*, *Polygonum viviparum*, *Salix reptans*) или входят в число высокоактивных видов ЛФ (*Alopecurus alpinus*, *Calamagrostis holmii*, *Carex concolor*, *Dryas punctata*, *Festuca rubra* subsp. *arctica*, *Salix nummularia*, *S. polaris*, *Saxifraga cernua*, *S. nelsoniana*).

В большинстве ПФ в этой подзоне преобладает арктическая фракция (49—74 %). Причем если в спектрах ЛФ доли собственно арктических и арктоальпийских видов практически равны (рис. 2, *А*), то в большинстве ПФ преобладают арктоальпийские (25—41 %). Доля метаарктических видов во всех экотопах невелика (4—13 %), что неудивительно, учитывая отсутствие горных массивов в Западносибирской Субарктике. Интересно, что доля гипоарктической фракции в ПФ сокращается гораздо сильнее, чем в ЛФ (рис. 3, А, диаграмма).

По сходству состава широтных географических элементов ПФ группируются в кластеры со сходством 80 % и выше (рис. 3, Б, дендрограмма). Эта группировка немного различается в разных ЛФ и отлична от той, что получилась для южных тундр (рис. 3, А), но общие тенденции во всех ЛФ подзоны прослеживаются. В приведенной на рис. 3, Б ЛФ «Тиникъяха» выделяются следующие группы ПФ: 1) водные и болотные (типы 7, 17, 18) с преобладанием бореальной и гипоарктической фракции; 2) бугры полигональных комплексов (тип 6), а также береговые валы и лощины, занятые сырыми и мезофитными ивняками (типы 13 и 10) с абсолютным преобладанием гипоарктической фракции; 3) шлейфы (тип 5), оползни (тип 15) и сама ЛФ, где примерно половину составляет арктическая фракция, а гипоарктическая немного превышает бореальную; 4) все остальные ПФ (вершины увалов, их взлобки и склоны), где арктическая фракция составляет более 60 % состава, а бореальная — менее 10 %.

Водоразделы и повышения в пойме имеют более «северный» спектр — доля арктической фракции 62—63 %. Экологические условия этих экотопов соответствуют их подзональному положению, и структура их ПФ отражает подзональную принадлежность флоры. «Арктичность» спектра ПФ водоразделов усиливается за счет малообильных видов разнотравья и выше упоминавшейся группы малочисленных стенотопных видов, приуроченных к пятнам голого грунта, тогда как среди основных доминантов зональных сообществ наряду с арктическими (*Calamagrostis holmii*, *Dryas punctata*, *Salix reptans*) есть и гипоарктические виды (*Betula nana*, *Carex arctisibirica*). Наибольшую роль (68—74 %) арктическая фракция играет в экотопах с наиболее суровыми условиями — на обдуваемых ветром, с минимальным снежным покровом взлобках (тип 2), на песчаных раздувах (тип 11), где арктические псаммофиты (*Arabis septentrionalis*, *Armeria maritima*, *Arenaria stenophylla*, *Eremogone polaris*, *Rumex graminifolius*) составляют ядро флоры, и там, где накапливается много снега (в нивальных экотопах, тип 14) и появляется комплекс хионофильных видов (*Carex lachenalii*, *Cerastium regelii*, *Minuartia biflora*, *Ranunculus nivalis*, *R. pygmaeus*, *Saxifraga hyperborea*).

Спектры ПФ яров, коротких склонов и шлейфов характеризуются небольшим увеличением доли гипоарктической фракции, а в ней — ростом гипоарктомонтанного элемента (22—25 % против 14—16 % в локальной флоре). Наличие этих видов на шлейфах, вероятно, обусловлено минеральным подтоком и присутствием незадернованных пятен, что позволяет расти минеротрофным арктоальпийским или гипоарктомонтанным видам (*Epilobium davuricum*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Eutrema edwardsii*, *Juncus biglumis*, *J. castaneus*, *Saxifraga cespitosa*, *S. hieracifolia* и др.).

Спектры ПФ сырых интразональных местообитаний — болот, водоемов, мочажин, а также торфяных бугров, понижений и речных террас — придают спектру ЛФ более южный характер: доля арктической фракции в них 33—39 %, больше

представленность гипоарктической (33—48 %) и бореальной (25—40 %) фракций. Наибольшая доля бореальной фракции (40 %, но лишь 6 видов) отмечена в водоемах, а настоящими «проводниками» бореальных и особенно арктобореальных видов являются понижения и лощины (в них отмечено 13 видов), береговые валы и болота (по 9 видов). Наибольшая доля (21 %) гипоарктических видов отмечена в ПФ болот и торфяных бугров. Такая же закономерность отмечена и на Таймыре (Заноха, 1987). Специфика экологического режима этих местообитаний (олиготрофность, pH почв = 3.5) делают их малопригодными для внедрения многих видов арктической фракции. Среди доминантов в болотах обычны гипоарктические и арктобореальные виды (*Carex rotundata*, *Comarum palustre*, *Eriophorum polystachion*, *E. russeolum*), но важнейший — метаарктический *Carex concolor*.

Во флоре «Тиникъяха» по широтной структуре наиболее похожей на ЛФ в целом оказалась ПФ пологих склонов. В других пунктах иные ПФ оказывались ближе по структуре к своим ЛФ. Интересно, что во всех подзонах чаще всего в одном кластере с ЛФ оказывалась ПФ оползней и нигде ЛФ не попадала в один кластер с ПФ зональных экотопов.

В подзоне арктических тундр соотношение широтных групп в ЛФ (рис. 2, *А*) продолжает изменяться. Практически выпадают бореальные виды (1—2 %, отсутствуют на о-ве Шокальского; см. таблицу). Интересно, что доля (9—11 %) и набор арктобореальных видов остаются почти неизменными по всему широтному профилю. Большинство из них характерно для водоемов и болот (*Sparganium hyperboreum*, *Stellaria crassifolia*, *Cardamine pratensis*, *Chrysosplenium sibiricum*, *Nardosmia frigida*), а *Eriophorum polystachion* даже расширяет свою экологическую амплитуду в арктических тундрах, доминируя не только в болотах, но и в тундровых сообществах на речных террасах, водоразделах и их склонах.

Доля гипоарктической фракции сокращается (до 21—23 %); число видов в ней по сравнению с южными гипоарктическими тундрами уменьшается более чем вдвое (до 30—40) (см. таблицу), однако оно значительно выше, чем в арктических тундрах Таймыра, где отмечают по 5—12 видов (Матвеева, Заноха, 1997). Ряд гипоарктических видов, на Таймыре обычных в южных гипоарктических тундрах и практически исчезающих в арктических, на Гыданском п-ове распространен в этой подзоне довольно широко (*Pyrola grandiflora*, *Ranunculus lapponicus*, *Salix lanata*, *Vaccinium vitis-idaeae* subsp. *minus*). Гипоарктический вид (*Carex arctisibirica*[4]) доминирует в зональных сообществах.

Абсолютно преобладают в ЛФ виды арктической фракции (65—69 %), причем доля собственно арктических и метаарктических видов (более 40 %) несколько превышает таковую арктоальпийских (23—28 %). На Таймыре доля арктической фракции и в этой подзоне выше (Матвеева, Заноха, 1997). Пропорции, свойственные материковым таймырским флорам («Диксон», «Убойная»), в нашем секторе отмечены на о-ве Шокальского, где нет собственно бореальных видов, а доля арктической фракции возрастает до 80 % (Ребристая, 2002).

Возрастание доли арктической фракции происходит не только за счет сокращения доли других групп, в ее составе появляются и новые виды (представители *Brassicaceae* и *Saxifragaceae*), а в семействах *Caryophyllaceae* и *Ranunculaceae* изменяется набор видов при сохранении их числа: одновременно с выпадением бореальных и гипоарктических видов появляются новые — арктической фракции (*Stellaria edwardsii*, *S. humifusa*, *Cerastium alpinum*, *Gastrolychnis affinis*, *G. apetala*, *Ranunculus affinis*, *R. sulphureus*). Изменяется роль видов арктической фракции в сложе-

---

[4] Напомним, что другие авторы (Секретарева, 2004) относят ее к метаарктическому элементу.

нии растительного покрова — ее представители становятся доминантами зональных сообществ, определяют смену аспектов и составляют основу активного ядра флоры (*Arctagrostis latifolia*, *Cardamine bellidifolia*, *Eritrichium villosum*, *Festuca rubra* subsp. *arctica*, *Lloydia serotina*, *Luzula confusa*, *Myosotis asiatica*, *Parrya nudicaulis*, *Pedicularis oederi*, *Poa arctica*, *Salix polaris*, *S. nummularia*, *Saxifraga cernua*, *S. hieracifolia*, *Senecio resedifolius*). Гемиэвритопные арктические и метаарктические виды доминируют в растительном покрове как зональных, так и интразональных экотопов (*Alopecurus alpinus*, *Carex concolor*, *Salix reptans*, *Saxifraga nelsoniana*, *Lagotis minor*, *Pedicularis interioroides*).

На рис. 3, В приведена дендрограмма сходства ПФ по географической структуре в ЛФ «Матюйсале». Обращает внимание, что сходство еще выше, чем в гипоарктических подзонах. Только водно-болотные ПФ обособлены, все остальные объединяются в единый блок на уровне чуть менее 80 %. Выделившиеся в пределах этого блока кластеры имеют сходство около 90 %. Увеличение коэффициентов сходства мы обнаружили и при анализе видового состава ПФ в подзоне арктических тундр (Хитун, 2005, 2006). Унификация состава и потеря флористического своеобразия парциальными флорами разных типов экотопов обусловлены, с одной стороны, уменьшением микроклиматических различий экотопов на фоне крайней лимитированности летнего тепла, а с другой — широким внутриландшафтным распространением гемиэвритопных видов арктической фракции, которое стало возможным благодаря изменению эдафических условий в этой подзоне (Хитун, 2005, 2006). Различия сообществ (по видовому составу и по географической структуре) на вершинах и пологих склонах увалов, коротких склонах и по днищам лощин, существенные в южных гипоарктических тундрах, почти незаметны в арктических, потому все они оказались в очень тесно связанных кластерах.

Арктическая фракция абсолютно преобладает в большинстве ПФ. Участие видов этой фракции в ПФ зональных экотопов достигает 75 % (рис. 3, В). При этом в ЛФ в целом выше доля собственно арктических и метаарктических видов, тогда как в ПФ экотопов преобладает арктоальпийский элемент. Наибольшая доля арктической фракции в составе ПФ вершин, взлобков и пологих склонов увалов.

Наибольшая доля собственно арктических видов свойственна ПФ приморских низменностей (тип 19), включающей много узкоспециализированных видов-галофитов (*Carex glareosa*, *C. subspathacea*, *C. ursina*, *Puccinellia phryganodes*, *Stellaria humifusa* и др.). Наименьшая доля арктической фракции присуща ПФ болот и мочажин в тундрово-болотных комплексах (типы 17, 7), но и там важнейшие доминанты сообществ — арктические виды (*Carex concolor*, *Dupontia fisheri*).

Доля гипоарктической фракции практически во всех ПФ составляет 20—25 %; меньше (около 10 %) — лишь в ПФ песчаных раздувов (тип 11) в «Хонорасале» и на пятнистых взлобках (тип 2) в «Матюйсале». Ее наибольшее участие — на оползнях (тип 15) и, как и южнее, — на торфяных буграх (тип 6) и в болотах (тип 17).

Всего 1 бореальный вид — *Ranunculus monophyllus* — отмечен в ЛФ «Матюйсале», он приурочен к нивальным мезофитным местообитаниям (тип 14). В окрестностях мыса Хонорасале найдено 4 бореальных вида, но только *Festuca ovina* осваивает довольно широкий спектр экотопов, хотя и малообилен, 3 вида стенотопны: *Poa pratensis* и *Deschampsia sukatschewii* приурочены к оползням (тип 15), *Caltha palustris* неоднократно найдена на болотах (тип 17).

В географической структуре всех ПФ на широтном градиенте происходят изменения, но выражены они по-разному. Так, ПФ зональных экотопов (вершин увалов) группируются по подзональному положению, причем даже более «классические»,

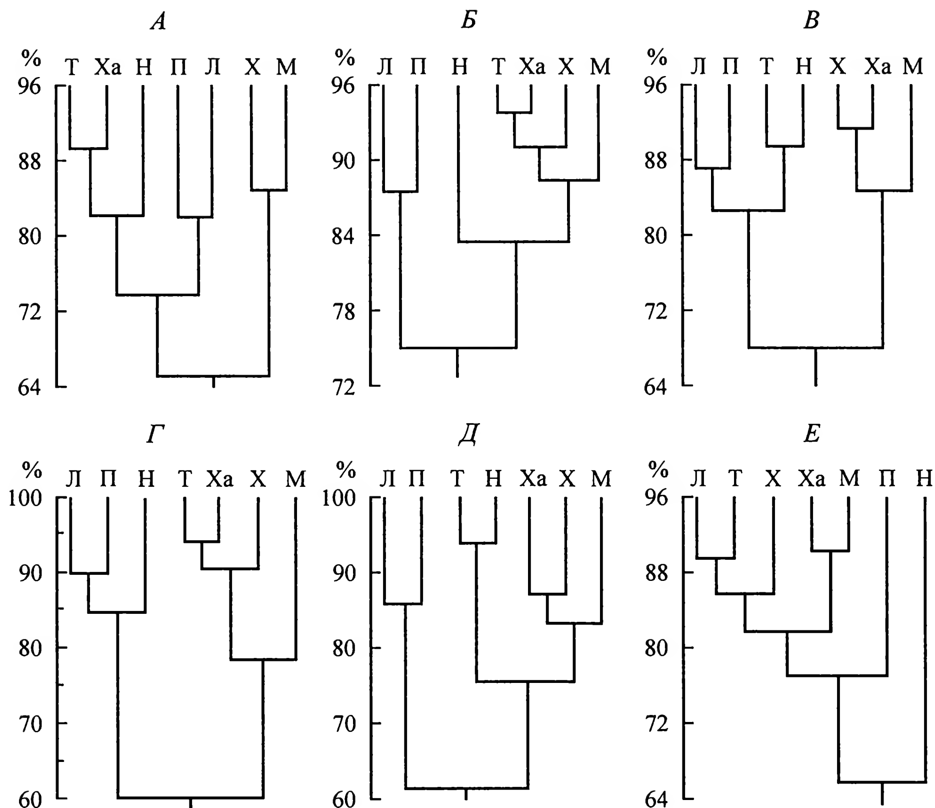


Рис. 4. Дендрограммы сходства по представленности широтных географических элементов в различных парциальных флорах на широтном градиенте.

А — ПФ вершин увалов; *Б* — ПФ депрессий с болотами, *В* — ПФ склонов-яров, *Г* — ПФ взлобков увалов, *Д* — ПФ лощин, *Е* — ПФ водоемов.

Буквами обозначены ЛФ, расшифровка сокращений названий и зональное положение приведены в подписи к рис. 1.

чем сами ЛФ: ПФ из гипоарктических подзон в одном блоке, а арктические — в другом (ср. рис. 2, *А* и 4, *А*). В случае с ПФ болот (рис. 4, *Б*) четко обособлены лишь ю́жно-гипоарктические, а северо-гипоарктические и арктические — в одном блоке. ПФ склонов-яров сгруппировались почти также, как и ЛФ, только ПФ из северо-гипоарктической ЛФ «Хальмеръяха» оказались ближе к ПФ из арктической ЛФ «Хонорасале» и оказалась в арктическом блоке (рис. 4, *В*). ПФ обдуваемых взлобков также разделились примерно так же, как и болот, только взлобки из «Нгынянгсе» оказались ближе к таковым из южных гипоарктических тундр. Обращает внимание, что на многих дендрограммах ПФ из пунктов «Хонорасале» и «Хальмеръяха» сближаются. Как отмечалось выше, эти ЛФ находятся фактически в экотоне северных гипоарктических/арктических тундр и имеют в своем составе много единичных находок как гипоарктических и даже бореальных видов, так и арктических. Настоящая арктическая (а не переходная) ЛФ фактически только «Матюйсале», что и выявилось в ее обособленности на большинстве дендрограмм. Единственная ПФ, у которой нельзя проследить какую-то зональную связь и можно назвать азональной, — водно-наилковая (рис. 4, *Е*).

Выводы

Широтная структура изученных ЛФ отражает своеобразие изученного региона (в том числе и эдафическое — широкое распространение неблагоприятных для арктических видов кислых торфянистых почв) и особенности формирования его флоры, что проявилось в повышенном участии бореальной и гипоарктической фракции и существенном усилении роли арктической фракции только в подзоне арктических тундр. Эта черта сближает наши флоры с ямальскими и восточно-большеземельскими и отличает от таймырских.

Сходство и локальных, и парциальных флор по соотношению географических элементов несколько выше, чем по видовому составу, что свидетельствует о консерватизме географической структуры в пределах подзоны. Группировка как локальных, так и любых (кроме водной) парциальных флор отражает подзональное положение. Наиболее четко подзональное деление отражает структура зональных ПФ (рис. 4, *А*), но и в интразональных оно закономерно изменяется, а перегруппировки объяснимы особенностями флор (рис. 4, *Б—Д*). Нечеткость положения некоторых северо-гыданских флор показывает необходимость дополнительных полевых исследований на севере и северо-востоке Гыданского п-ова для уточнения их статуса и выявления фактического положения там границы подзоны арктических тундр.

Соотношение широтных географических элементов в ЛФ определяется ее зональным положением, но складывается оно из вкладов разных ПФ, в которых эти элементы представлены различно, и не совпадает с таковым в своей ЛФ. ПФ зональных местообитаний и некоторых интразональных (песчаных раздувов, нивальных подножий склонов, склонов-яров) являются проводниками видов арктической фракции, их спектры имеют более «северный» характер, а ПФ других интразональных (днищ лощин, проточных депрессий с болотами, водоемов) — проводниками бореальной и гипоарктической фракций и имеют более «южный» характер.

Склоны-яры в южных гипоарктических тундрах являются «проводниками» видов арктической фракции, а в арктических тундрах на них сохраняются многие гипоарктические виды. В подзоне арктических тундр структура ПФ большинства типов экотопов, кроме водно-болотных, становится довольно единообразной, в них абсолютно преобладает арктическая фракция.

Благодарности

Благодарим рецензентов за полезные замечания.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49583).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Л., 1960—1987. Т. I—X.

Борисовская Г. М., Хитун О. В. О некоторых чертах структурной адаптации бореальных растений к условиям Арктики // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1986. Вып. 1. С. 15—22.

Буболо Л. С. Сравнительный анализ ультраструктуры клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флор острова Врангеля и Ленинградской области // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1482—1491.

Бубырева В. А. Сравнение локальных флор тайги и тундры северного макросклона Русской равнины // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 70—86.

Глазкова Е. А. Флора островов восточной части Финского залива и некоторые аспекты ее анализа // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. СПб., 2000. С. 199—227.

Заноха Л. Л. Опыт анализа парциальных флор сосудистых растений в подзоне южных тундр Таймыра // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 7. С. 925—932.

Зверев А. А. Сравнительный анализ флор с помощью компьютерной системы «IBIS» // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 284—288.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 356 с.

Королева Т. М., Петровский В. В. Флористические изменения в составе сосудистых растений на широтном профиле в низовьях р. Колымы // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 10. С. 15—38.

Кучеров И. Б., Науменко Н. И. Система региональных широтных элементов для анализа бореальных флор Восточной Фенноскандии // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. СПб., 2000. С. 37—62.

Лавренко Е. М., Исаченко Т. И. Зональное и провинциальное ботанико-географическое разделение европейской части СССР // Изв. ВГО. 1976. Т. 108. Вып. 6. С. 469—483.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений окрестностей пос. Кресты // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 101—117.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений северо-западной части полуострова Таймыр // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 1—19.

Миняев Н. А. Арктические арктоальпийские элементы во флоре северо-запада европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. Л., 1965. Вып. 1. С. 9—49.

Миняев Н. А. Гипоарктические (арктобореальные) элементы во флоре северо-запада европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. Л., 1969. Вып. 2. С. 34—46.

Носова Л. М. Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М., 1973. 187 с.

Полозова Т. Г., Тихомиров Б. А. Сосудистые растения района Таймырского стационара (правобережье Пясины близ устья Тареи, Западный Таймыр) // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971. С. 161—183.

Поспелова Е. Б. Сосудистые растения Таймырского заповедника // Флора и фауна заповедников. Вып. 66. М., 1998. 102 с.

Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

Ребристая О. В. Сосудистые растения острова Шокальского (Карское море) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 29—40.

Ребристая О. В., Творогов В. А., Хитун О. В. Флора Тазовского полуострова (север Западной Сибири) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 22—35.

Ребристая О. В., Хитун О. В. Флора сосудистых растений низовьев реки Чугорьяха (юго-западная часть Гыданского полуострова, Западносибирская Арктика) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 8. С. 68—77.

Секретарева Н. А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 131 с.

Соколова М. В. Сравнение географической структуры конкретных флор Таймыра из тундровой зоны (арктическая Средняя Сибирь) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 9. С. 1224—1232.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.

Тихомиров Б. А., Петровский В. В., Юрцев Б. А. Флора окрестностей бухты Тикси (арктическая Якутия) // Растения Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 7—40.

Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра. Л., 1932. Ч. 1. 126 с. (Тр. Поляр. комис. АН СССР; Вып. 8); Ч. 2. 75 с. (Тр. Поляр. комис. АН СССР; Вып. 13).

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Толмачев А. И., Ребристая О. В. Вопросы истории европейской и Западносибирской Арктики в их связи с палеогеографией антропогена // Корреляция новейших отложений севера Евразии. Л., 1970. С. 70—74.

Флора Сибири. Новосибирск, 1987—1997. Т. 1—13.

Хитун О. В. Анализ экотопологической структуры двух локальных флор на Тазовском полуострове (север Западной Сибири) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1561—1570.

Хитун О. В. Сравнительный анализ локальных и парциальных флор в двух подзонах Западносибирской Арктики (полуострова Гыданский и Тазовский) // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 173—201.

Хитун О. В. Внутриландшафтная структура флоры низовьев реки Тиникъяха (северные гипоарктические тундры, Гыданский полуостров) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 8. С. 1—24.

Хитун О. В. Анализ внутриландшафтной структуры флоры среднего течения реки Хальмеряха (Гыданский полуостров) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 21—39.

Хитун О. В. Зональная и экотопологическая дифференциация флоры центральной части Западносибирской Арктики (Гыданский и Тазовский полуострова): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2005. 27 с.

Хитун О. В. Особенности экотопологической структуры локальных флор Западносибирской Арктики // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Чтения памяти Л. М. Черепнина: Матер. Четвертой Российской конф. Т. 1. Красноярск, 2006. С. 278—283.

Хитун О. В., Ребристая О. В. Растительность и экотопологическая структура флоры окрестностей мыса Хонорасале (арктические тундры Гыданского полуострова) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 12. С. 21—37.

Хотинский Н. А. Голоцен Северной Евразии. М., 1977. 200 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 991 с.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Ландшафтно-зональное распределение видов арктической биоты // Успехи современной биологии. 2002. Т. 122. № 1. С. 26—45.

Шмидт В. М. Флора Архангельской области. СПб., 2005. 346 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А. Распределение криофитов во флорах Чукотской тундры // IX симпоз. по биол. пробл. Севера. Сыктывкар, 1981. С. 50.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Основные понятия и термины флористики. Пермь, 1991. 80 с.

Юрцев Б. А., Катенина А. Е., Королева Т. М. и др. Опыт создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия Азиатской Арктики на уровне локальных флор: зональные тренды // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 9. С. 1—27.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. Сообщ. 1. С. 111—122; Т. 84. Вып. 6. Сообщ. 2. С. 74—83.

Юрцев Б. А., Сёмкин Б. И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Böcher T. W. Phytogeography of middle west Greenland // Medd. O. Grønl. 1963. Bd 148. Nr. 3. S. 1—289.

Henry G., Molau U. Tundra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX). Global Change Biology. 1997. N 3 (Supplement 1). P. 1—9.

Hultén E. The amphi-atlantic plants and their geographical connections. Kungl. Svenska Vetenskapsakademi. 1958. Handl. 4. Ser. 7. N 1. S. 1—340.

Hultén E. Atlas över växternas utbredning i Norden. Stokholm, 1971. 531 S.

Hultén E., Fries M. Atlas of North European Vasular Plants, North of the Tropic of Cancer. In 3 v. Königstein, 1986. 1172 p.

Jäger E. Die pflanzengeographische Ozeanitätsgliederung der Holarktis und die Ozeanitätsbindung der Pflanzenareale. Reprium. Nov. Spec. Regni veg. 1968. Vol. 79. P. 157—335.

Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Halle-Wittenberg. Inst für systematische Botanik und Pflanzengeographe. 1965. 583 S.

Porsild A. E. Illustrated Flora of the Canadian Arctic Archipelago. Nation. Mus. Canada Bull. 1964. N 146. P. 1—211.

SUMMARY

10 local floras were studied along the latitudinal gradient in the central part of the West Siberian Arctic. Partial floras of the habitat types were revealed within each of the local floras. The ratio between various geographical elements in every local flora reflects its zonal position, but it is formed by inputs of all partial floras. Each of the latter has the proportion of various geographical elements which is different from the others and from the local flora on the whole. Geographical spectra of the partial floras of zonal habitats and some intrazonal habitats (marginal parts of the flat plateaus, steep slopes, foot-hills with snow-bed communities) have more «northern» character than spectra of the local flora, while spectra of the hollows with willow copses, depressions with mires, water reservoirs have more «southern» character. Comparison of the geographical structure of the partial floras of the habitats similar in their landscape position shows that they clearly reflect zonal position of their flora.

УДК 581.9 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 12

© А. Н. Кулиев

ФЛОРА ОСТРОВА ВАЙГАЧ

A. N. KULIEV. THE FLORA OF VAIGACH ISLAND

Российский научно-исследовательский институт
культурного и природного наследия им. Д. С. Лихачева
129366 Москва, ул. Космонавтов, 2
Факс 286-13-24
E-mail: heritage@mtu-net.ru
Поступила 26.05.2006
Окончательный вариант получен 31.10.2006

Приводятся сведения о флористических исследованиях на о-ве Вайгач. Во флоре острова к настоящему времени выявлено 272 вида сосудистых растений, относящиеся к 32 семействам и 109 родам (бухта Варнек — 236, губа Долгая — 199, междуречье Талата—Сармик — 187, междуречье Дровяная—Талейяха — 167 видов). В составе флоры доминируют собственно арктические и арктоальпийские — 135 видов, 51.5 %, арктобореальные — 41 вид, 15.6 %, гипоарктомонтанные — 32 вида, 12.2 %. Долготные элементы в составе флоры представлены 14 группами. Преобладают виды с циркумполярными (152, 58.0 %), далее — евразиатскими и амфиатлантическими (по 19, 7.2 %), евразиатско-западноамериканскими (14, 5.3 %), европейскими ареалами (13, 5.0 %). Для флоры о-ва Вайгач в целом характерно крайне невысокое (26 видов, 9.9 %) участие восточных элементов (сибирские, сибирско-американские, сибирско-западноамериканские).

Ключевые слова: о-в Вайгач, сосудистые растения, конкретная флора, географические элементы флоры.

Первые сведения о флоре о-ва Вайгач появляются с 70-х годов XIX в. Остров посетила экспедиция А. Розенталя, и впервые М. Т. фон Хеглиным были осуществлены флористические сборы в заливе Лямчина (Heuglin, 1874). Значительный материал был получен в 1875 и 1878 гг. на южном побережье о-ва Вайгач норвежскими экспедициями под руководством Н. А. Э. Норденшельда на судах «Превен» и «Вега». Гербарные сборы и их обработка проведены Ф. Чельманом и А. Лундстремом (Kjelman, 1883; Kjellman, Lundstrom, 1883). В 1895 г. экспедицией Х. Пирсона осуществлены обширные ботанические сборы в районе бухты Варнек, мыса Гребень и губы Долгой (Pearson, 1899).

В 1921—1922 гг. в районе бухты Варнек, на п-ове Раздельный, мысе Гребень, п-ове Дьяконова и в бассейне р. Красная работал А. И. Толмачев, выявивший 155 видов растений, из которых 14 оказались новыми для флоры о-ва Вайгач. В августе 1926 г. И. А. Перфильев провел ботанические сборы в 2 пунктах бухты Варнек (Перфильев, 1928). В августе 1926 г. в окрестностях бухты Варнек собирал гербарий Х. Стефен (Steffen, 1926).

Результатом всех указанных работ стал первый сводный список флоры о-ва Вайгач (Толмачев, 1931, 1936), сделаны обобщения для крупнейших отечественных региональных сводок по Арктике (Арктическая флора, 1960—1987; Флора северо-востока европейской части СССР, 1974—1977). Ряд новых сведений, дополняющих указанную в основных региональных сводках информацию, был получен в 1980—1990-х годах (Железнова, Лавренко, 1981; Морозов, Кулиев, 1994). Недостаточная изученность флоры и растительности острова не позволяет точно определить его положение в общей системе флористического районирования Арктики. Б. А. Юрцев, А. И. Толмачев и О. В. Ребристая (1978), выделяя ботанико-географические подзоны тундровой зоны, считают, что бóльшая часть острова относится к подзоне арктических тундр, а южная его оконечность — к подзоне северных гипоарктических тундр. Согласно же «Карте растительности европейской части СССР» (1979), весь остров расположен в подзоне арктических тундр.

По геоморфологическим данным, в начале позднего плейстоцена в результате теплой бореальной трансгрессии о-ва Вайгач был перекрыт водой. В середине позднего плейстоцена после регрессии ранневалдайского времени на осушенной территории сформировалась терраса на абсолютных отметках 40—60 м (Авенариус, Репкина, 2005). Следовательно, становление флоры современного облика следует отнести к середине позднего плейстоцена, когда с отступлением моря вновь появившаяся островная суша начала заселяться растениями с материка. Так как в тот период климат был значительно теплее современного, на острове получили распространение южные варианты гипоарктических тундр.

Важность изучения флористических особенностей о-ва Вайгач обусловлена тем, что он является промежуточной сушей между обширными по площади северными материковыми гипоарктическими тундрами Югорского п-ова и севера Большеземельской тундры и островными вариантами арктических тундр архипелага Новая Земля. Новая Земля и о-в Вайгач — единая в геологическом отношении островная суша Уральско-Новоземельской горной страны. Их четвертичная история имеет ряд сходств и отличий, связанных с разным характером оледенения, неодинаковым временем освобождения от покровных ледников, с разными темпами поднятия островной суши. Поэтому при колебаниях климата в позднем плейстоцене территория о-ва Вайгач могла быть ареной интенсивных миграций растений с материка на острова архипелага Новая Земля, а также в обратном направлении.

Флористическое обследование территории проводили методом конкретных флор А. И. Толмачева (1986) в маршрутах, пересекающих основные ландшафтные выделы территории. Особое внимание уделялось речным долинам, водным и околоводным комплексам, поскольку именно к ним обычно приурочены редкие элементы флоры. В результате проведенных работ получили сведения о 4 конкретных флорах о-ва Вайгач.

Семейства и роды в сводном списке сосудистых растений (табл. 1) расположены по системе Энглера, виды — в алфавитном порядке. Гербарий хранится во РНИИ охраны природы и заповедного дела, а сборы 1995 г. — во РНИИ культурного и природного наследия.

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав сосудистых растений о-ва Вайгач

Таксон	Географические элементы		Бухта Варнек	Губа Долгая	Р. Сармик	Р. Дро-вяная
	долготные	широтные				
Cystopteris dickieana R. Sims.	ц	а	+	+	+	+
C. fragilis (L.) Bernh.	ц	аб	+	+	+	+
Equisetum arvense L. s. l.	ц	аб	+	+	+	+
E. palustre L.	ц	пл	+	—	—	—
E. scirpoides Michx.	ц	аб	+	+	+	—
E. variegatum Schleich.	ц	га-м	—	+	+	—
Huperzia arctica (Tolm.) Sipl.	ц	а	+	+	+	+
Diphasiastrum alpinum (L.) Holub.	ц	аа	—	—	—	+
**Sparganium hyperboreum* Laest.	ц	га	+	—	—	—
**Potamogeton pectinatus* L.	ц	пл	+	—	—	—
Leymus arenarius (L.) Hochst.	е	аб	+	—	—	—
Trisetum spicatum (L.) K. Richt.	ц	а	+	+	+	+
Koeleria asiatica Domin	с-зам	а	+	—	—	—
Deschampsia alpina (L.) Roem. et Schult.	амф	а	+	—	+	+

Таксон	Географические элементы		Бухта Варнек	Губа Долгая	Р. Сармик	Р. Дровяная
	долготные	широтные				
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	с-ам	а	—	+	—	—
D. caespitosa (L.) Beauv.	ц	пл	+	—	—	—
D. glauca C. Hartm.	ц	ма	+	+	+	+
Calamagrostis deschampsioides Trin.	ц	а	+	+	+	+
C. holmii Lange	с-зам	ма	+	+	—	—
C. lapponica (Wahl.) Hartm.	ц	га-м	+	—	—	—
C. heglecta (Ehrh.) Gaertn.	ц	аб	+	+	+	+
**C. purpurea* (Trin.) Trin. subsp. *langsdorffii* (Link.) Tzvel.	ц	аб	—	+	—	—
Agrostis mertensii Trin. subsp. *borealis* (C. Hartm.) Tzvel.	амф	га	+	—	—	—
A. stolonifera L. s. str.	еаз	б	+	—	—	—
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	ц	аа	+	+	+	+
H. pauciflora R. Br.	с-ам	а	+	+	+	+
Alopecurus alpinus Smith	ц	а	+	—	—	+
A. pratensis L. subsp. *alpestris* (Wahlenb.) Soland.	ес	га-м	+	+	+	+
Festuca brachyphylla Schult. et Schult.	ц	аа	+	—	—	—
F. ovina L.	ц	аб	+	—	—	—
F. rubra L. subsp. *arctica* (Hack.) Govor.	ц	га-м	+	+	+	+
F. vivipara (L.) Smith	ц	ма	—	+	+	—
**Poa abbreviata* R. Br.	ц	а	—	+	—	—
P. alpigena (Blytt) Lindm.	ц	а	+	+	+	+
P. alpina L.	ц	аа	+	+	+	+
P. arctica R. Br.	ц	а	+	+	+	+
P. pratensis L.	ц	аб	+	—	—	—
Artcophila fulva (Trin.) Anderss.	ц	а	+	+	+	+
Dupontia fisheri R. Br.	ц	а	+	+	+	+
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	ц	а	+	+	+	+
P. concinna (Th. Fries) Lindeb.	еаз	а	+	+	+	+
Puccinellia angustata (R. Br.) Rand. et Redf.	ц	а	+	+	+	+
P. coarctata Fern. et Weath.	амф	а	+	+	—	—
P. phryganodes (Trin.) Scribn. et Merr.	ц	а	+	+	+	+
P. pulvinata (Fries) Krecz.	е	а	+	—	—	—
P. tenella (Lange) Holmb. s. l.	ц	а	+	—	—	—
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	ц	ма	+	+	+	+
Pleuropogon sabinii R. Br.	ц	а	+	+	+	—
Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey.	ц	га-м	+	+	+	+
E. polystachyon L.	ц	аб	+	+	+	+
E. russeolum Fries. s. l.	ц	га	+	+	+	+
E. scheuchzeri Hoppes s. l.	ц	аа	+	+	+	+
**E. vaginatum* L.	ц	га	—	+	—	—
Carex arctisibirica (Jurtz.) Czer.	ес	ма	+	+	+	+
C. concolor R. Br.	ц	ма	+	+	+	+
C. glacialis Mackenz.	ц	аа	+	+	+	+
C. glareosa Wahlenb.	ц	га	+	+	—	—
C. misandra R. Br.	ц	ма	+	+	+	+
**C. quasivaginata* Clarke	ц	га-м	—	+	—	—

Таксон	Географические элементы		Бухта Варнек	Губа Долгая	Р. Сармик	Р. Дро-вяная
	долготные	широтные				
Carex rariflora (Wahlenb.) Smith	ц	а	+	+	+	+
C. redowskiana C. A. Mey.	с	аб	+	+	+	+
C. rotundata Wahlenb.	ц	га-м	+	—	—	—
C. rupestris All.	ц	аа	+	+	+	+
C. saxatilis L. s. l.	ц	га-м	+	—	+	+
C. setina (Christ.) V. Krecz.	ц	а	—	+	+	—
C. subspathacea Wormsk. ex Hornem.	ц	а	+	+	+	+
C. tripartita All.	ц	аа	+	+	+	+
C. ursina Dew.	ц	а	+	+	+	—
Juncus arcticus Willd.	ц	га-м	+	—	+	—
J. biglumis L.	ц	аа	+	+	+	+
J. castaneus Smith.	ц	ма	+	+	+	+
J. trifidus L.	амф	аа	+	—	—	+
J. triglumis L.	ц	аа	+	+	+	+
Luzula arcuata (Wahlenb.) Sw.	е	га	+	+	+	+
L. confusa Lindeb.	ц	аа	+	+	+	+
L. frigida (Buchenau) Sam.	е	га	+	—	—	—
L. nivalis (Laest.) Spreng.	ц	а	+	+	+	+
L. parviflora (Ehrh.) Desv. s. l.	ц	га-м	+	—	—	—
L. spicata (L.) DC.	ц	аа	+	—	—	—
L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil	с-зам	ма	+	+	+	+
L. wahlenbergii Rupr.	ц	а	+	+	+	+
**Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers.	ц	га-м	+	+	—	—
Veratrum lobelianum Bernh.	ес	аб	+	—	—	—
Allium schoenoprasum L.	ц	аб	+	—	—	—
Lloydia serotina (L.) Reichb.	еаз-за	аа	+	—	+	—
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.	ц	аб	+	—	—	—
Salix arctica Pall. s. l.	ц	ма	+	+	+	+
S. glauca L. s. str.	ц	га-м	+	+	+	+
**S. hastata* L.	еаз-за	аб	+	—	+	—
S. lanata L. s. str.	ес	га-м	+	+	+	+
S. myrsinites L.	е	а	+	+	+	+
S. nummularia Anderss.	еаз	аа	+	+	+	+
S. polaris Wahlenb.	еаз-за	аа	+	+	+	+
S. pulchra Cham.	еаз	а	+	+	+	+
S. reptans Rupr.	с-зам	га	+	+	+	+
S. reticulata L.	ц	аа	+	+	+	+
Betula nana L. s. str.	ве-зс	га	+	+	—	—
Oxyria digyna (L.) Hill.	ц	аа	+	+	+	+
Rumex acetosa subsp. *lapponicus* Hiit.	ц	га	+	+	+	+
R. arcticus Trautv.	ес-зам	а	+	—	+	+
Polygonum bistorta L.	ес	аб	+	+	+	+
P. viviparum L.	ц	аа	+	+	+	+
Koenigia islandica L.	ц	аа	+	+	+	+
Stellaria crassifolia Ehrh.	ц	аб	+	+	+	+
S. edwardsii R. Br.	ц	а	+	+	+	+
S. humifusa Rottb.	ц	а	+	+	+	+
S. peduncularis Bunge	с	га-м	+	+	+	+
Cerastium alpinum L. s. l.	амф	аа	+	+	+	+
**C. arvense* L.	ц	пл	—	—	+	—

Таксон	Географические элементы		Бухта Варнек	Губа Долгая	Р. Сармик	Р. Дровяная
	долготные	широтные				
Cerastium jenisejense Hult.	еаз-за	га-м	+	+	+	+
C. maximum L.	с-зам	пл	+	—	—	—
C. regelii Ostenf.	ц	а	+	+	+	+
Sagina intermedia Fenzl	ц	а	+	+	+	+
S. saginoides (L.) Karst.	ц	аа	+	+	+	+
Minuartia biflora (L.) Schinz et Thell.	ц	аа	+	+	+	+
M. rubella (Wahlenb.) Hiern.	ц	ма	+	+	+	+
Honkenya peploides (L.) Ehrh. subsp. *diffusa* (Hornem.) Hult.	ц	а	+	+	+	+
Arenaria pseudofrigida (Ostenf. et Dahl.) Juz. ex Schischk.	амф	а	+	+	+	+
Silene acaulis (L.) Jacq.	ч-ам-е	аа	+	+	+	+
Gastrolychnis affinis (J. Vahl. ex Fries) Tolm. et Kozh.	ц	а	+	+	+	+
G. apetala (L.) Tolm. et Kozh.	ц	аа	+	+	+	+
Caltha arctica R. Br.	с-зам	а	+	+	+	+
C. palustris L. s. l.	еаз	аб	+	+	+	+
Delphinium elatum L. s. l.	ес	аб	+	—	—	—
Trollius apertus Perf. ex Igoschina	ве-зс	га	+	—	—	—
T. europaeus L.	е	аб	+	—	—	—
**Batrachium eradicatum* (Laest.) Fries	ц	га-м	+	+	+	+
Ranunculus affinis R. Br.	ц	а	+	+	—	—
R. borealis Trautv.	ес	аб	+	+	+	+
R. glabriusculus Rupr.	ес	га	+	—	—	—
R. hyperboreus Rottb.	ц	а	+	+	+	+
R. lapponicus L.	ц	га	+	+	+	—
R. monophyllus Ovez.	ва-еаз	аб	+	—	—	—
R. nivalis L.	ц	а	+	+	+	+
R. pallasii Schlecht.	ц	а	+	+	+	+
R. pygmaeus Wahlenb.	ц	а	+	+	+	+
R. sulphureus C. J. Phipps	ц	а	+	+	+	+
Thalictrum alpinum L.	ц	аа	+	+	+	+
Papaver polare (Tolm.) Perf.	ц	а	+	+	+	+
P. lapponicum subsp. *jugoricum* (Tolm.) Tolm.	ве-зс	а	+	+	+	+
Eutrema edwardsii R. Br.	ц	аа	+	+	+	+
Braya purpurascens (R. Br.) Bunge	ц	а	+	+	+	+
Cardamine bellidifolia L.	ц	аа	+	+	+	+
C. pratensis L. s. l.	ц	аб	+	+	+	+
Arabus alpina L.	амф	аа	+	+	+	+
A. septentrionalis N. Busch	с	а	+	+	+	+
Parrya nudicaulis (L.) Regel	ес-зам	ма	+	+	+	+
Draba alpina L.	ц	аа	+	+	+	+
D. cinerea Adam	ц	га-м	+	+	—	+
**D. fladnizensis* Wulf.	ц	аа	—	+	+	—
D. glacialis Adam	ес	а	+	+	+	+
D. hirta L.	ц	га-м	+	+	+	+
**D. kjellmanii* Lid. ex Ekman	е	а	—	+	—	—
D. lactea Adam	ц	а	—	+	+	—
D. nivalis Liljebl.	ц	а	+	+	+	+

Таксон	Географические элементы		Бухта Варнек	Губа Долгая	Р. Сармик	Р. Дро-вяная
	долготные	широтные				
Draba norvegica Gunn.	амф	аа	+	—	—	—
D. oblongata R. Br.	ц	а	—	+	+	+
D. sibirica (Pall.) Thell.	ес	аб	+	+	+	+
D. subcapitata Simm.	ц	а	—	+	+	—
Cochlearia arctica Schlecht.	ц	а	+	+	+	+
C. groenlandica L.	ц	а	+	+	+	+
Rhodiola rosea L.	ц	аб	+	+	+	+
Saxifraga aizoides L.	амф	аа	+	+	+	+
S. caespitosa L.	ц	аа	+	+	+	+
S. cernua L.	ц	аа	+	+	+	+
S. foliolosa R. Br.	ц	аа	+	+	+	+
S. hieracifolia Waldst. et Kit.	ц	аа	+	+	+	+
S. hirculus L.	ц	аб	+	+	+	+
S. hyperborea R. Br.	ц	аа	—	+	—	—
S. nivalis L.	ц	аа	+	+	+	+
S. oppositifolia L. s. l.	ц	аа	+	+	+	+
S. rivularis L.	амф	ма	+	+	+	+
S. stellaris L.	амф	а	+	+	+	+
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith	ц	аа	—	+	+	—
Chrysosplenium alternifolium L. subsp. *sibiricum* (Ser. ex DC.) Hult.	еаз	аб	+	+	+	+
**C. tetrandrum* (Lund.) Th. Fries	ц	а	—	+	+	—
Parnassia palustris L. s. l.	ц	аб	+	+	+	+
Rubus arcticus L.	еаз-за	аб	+	—	—	—
R. chamaemorus L.	ц	га	+	+	+	+
Comarum palustre L.	ц	аб	+	+	+	+
Potentilla crantzii (Crantz) Beck.	амф	га-м	+	+	+	—
P. egedii Wormsk.	ц	га	+	—	—	—
**P. gelida* C. A. Mey. subsp. *borea-asiatica* Jurtz. et Kamel.	с	га-м	—	+	+	—
P. hyparctica Malte	ц	а	+	+	+	+
P. kuznetzowii (Govor.) Juz.	амф	ма	+	+	—	—
P. nivea L.	ц	аа	—	+	—	—
P. pulchella R. Br.	ц	а	+	+	+	+
P. lyngei Jurtz. et Sojak	амф	а	+	+	—	+
Dryas octopetala L. subsp. *subincisa* Jurtz.	амф	а	+	+	+	+
D. punctata Juz.	ц	аа	—	—	+	—
Alchemilla glomerulans Buser.	е	аа	+	—	+	+
A. subcrenata Buser.	е	аб	+	—	+	—
Astragalus alpinus L. subsp. *arcticum* Lindm.	ц	а	+	+	+	+
A. frigidus (L.) A. Gray	еаз	га-м	+	—	—	+
A. norvegicus Web.	ес	га-м	+	—	—	—
A. umbellatus Bunge	с-зам	ма	+	+	+	+
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz. et Thell. subsp. *arcticum* (B. Fedtch.) P. W. Ball.	ес	ма	+	+	+	+
Oxytropis sordida (Willd.) Pers. s. l.	еаз	а	+	+	+	+
Empetrum hermaphroditum (Lange) Hagerup	амф	га-м	+	+	—	—

Таксон	Географические элементы		Бухта Варнек	Губа Долгая	Р. Сармик	Р. Дровяная
	долготные	широтные				
Viola biflora L.	еаз-за	га-м	+	—	—	—
Epilobium alpinum L.	ц	аа	+	+	+	+
E. davuricum Fisch.	ц	га	+	+	+	+
E. palustre L.	ц	аб	+	+	+	+
**Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.	ц	аб	—	—	+	—
C. latifolium (L.) Th. Fries et Lange	с-ам	га	+	+	+	+
Hippuris lanceolata Retz.	ц	га	+	—	—	—
H. vulgaris L.	ц	пл	+	+	+	+
Pachypleurum alpinum Ledeb.	еаз	аа	+	+	+	+
Angelica archangelica L.	е	аб	+	—	—	—
Pyrola rotundifolia L. s. l.	ц	аб	—	+	+	—
Harrimanella hypnoides (L.) Cov.	амф	а	+	—	—	—
Arctous alpina (L.) Niedenzu	ц	га-м	+	+	+	+
Vaccinium uliginosum L. s. l.	ц	аб	+	+	+	+
V. vitis-idaea L. s. l.	ц	аб	+	+	+	+
Primula farinosa L.	еаз	б	+	+	—	—
P. stricta Hornem.	еам	а	+	+	—	—
Androsace chamaejasme Wulfen subsp. *arctisibirica* Korobk.	с-зам	а	+	—	—	—
A. septentrionalis L.	ц	аб	+	+	+	+
A. triflora Adam	с	а	+	+	+	+
**Cortusa matthioli* L. s. l.	еаз	аа	+	+	—	+
Armeria maritima (Miller) Willd. s. l.	ц	аа	+	+	—	—
Comastoma tenellum (Rottb.) Toyokuni	ц	аа	+	+	+	+
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.	еаз-за	а	+	+	+	+
P. boreale Adam	ц	ма	+	+	+	+
Myosotis asiatica (Vestergren) Schischk. et Serg.	еаз-за	аа	+	+	+	+
M. palustris (L.) L.	ц	аб	+	—	+	—
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge	еаз	аа	+	+	+	+
Veronica alpina L.	амф	аа	+	+	+	—
V. longifolia L.	еаз	аб	+	—	—	—
Castilleja lapponica Gand.	е	а	+	—	—	—
Pedicularis dasyantha Hadač	ес	а	+	—	+	—
P. hirsuta L.	ва-еаз	а	+	+	+	+
P. lapponica L.	ц	га-м	+	+	—	—
P. oederi Vahl	еаз-за	аа	+	+	—	+
P. suderica subsp. *arctoeuropaea* Hult.	е	а	+	+	+	+
Pinguicula alpina L.	ес	га-м	+	—	—	—
Plantago maritima subsp. *borealis* (Lange) Blytt et Dahl	амф	га	+	+	—	+
Adoxa moschatellina L.	ц	аб	+	—	—	+
Valeriana capitata Pall. ex Link	еаз-за	га-м	+	+	+	+
Campanula rotundifolia L.	ц	аб	+	+	+	—
C. uniflora L.	ч-ам-е	ма	+	+	+	+
Erigeron eriocalyx (Ledeb.) Vierh.	с	аа	—	+	—	—
E. eriocephalus J. Vahl	ц	а	+	+	+	+
Antennaria villifera Boriss.	еаз	аа	+	+	+	+
Achillea apiculata Orlova	е	га	+	—	—	—

Таксон	Географические элементы		Бухта Варнек	Губа Долгая	Р. Сармик	Р. Дровяная
	долготные	широтные				
Tripleurospermum hookeri Sch. Bip.	ц	а	+	+	+	+
Dendranthema hultenii (Löve et D. Löve) Tzvel.	ц	а	+	—	+	—
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip.	еаз-за	га	+	—	—	—
Artemesia borealis Pall.	с-ам	га-м	+	+	+	+
A. tilesii Ledeb.	с-зам	а	+	+	+	+
Petasites frigidus (L.) Cass.	еаз-за	аб	+	+	+	+
**Arnica iljinii* (Maguire) Iljin	с	га	—	—	+	—
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	с	аа	+	+	+	+
S. congestus (R. Br.) DC.	ц	аб	+	+	+	+
S. integrifolius (L.) Clairv.	еаз	пл	+	+	+	+
S. resedifolius Less.	с-ам	аа	+	+	+	+
S. tundricola Tolm. s. l.	с-ам	ма	+	+	+	+
Saussurea alpinja (L.) DC.	ес	аб	+	—	—	—
Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst.	ва-еаз	а	—	+	—	—
T. ceratophorum (Ledeb.) DC.	ц	га-м	+	+	+	+
T. glabrum DC.	с	аа	+	+	+	+
T. nivale Lange ex Kihlm.	ве-зс	ма	+	+	+	+
**T. platylepium* Dahlst.	нз-тм	а	+	—	—	—

Примечание. Широтная группа: а — арктические, аа — арктоальпийские, аб — арктобореальные, б — бореальные, га — гипоарктические, га-м — гипоарктомонтанные, ма — метаарктические, пл — плюризональные. Долготная группа: ц — циркумполярные, еаз — евразиатские, еам — европейско-американские, ва-еаз — восточноамериканско-евразиатские, еаз-за — евразиатско-западноамериканские, с-ам — сибирско-американские, с-зам — сибирско-западноамериканские, амф — амфиатлантические, е — европейские, ес — европейско-сибирские, ес-зам — европейско-сибирско-западноамериканские, ве-зс — восточноевропейско-западносибирские, с — сибирские, ч-ам-е — чукотско-американско-европейские, нз-тм — новоземельско-таймырские. Значком * отмечены виды, новые для флоры о-ва Вайгач.

Результаты и их обсуждение

В 1991 г. (с 28 июня по 20 августа) автор совместно с В. В. Морозовым обследовал губу Долгую, участка междуречий рек Талата—Сармик и Дровяная—Талейяха. В конце августа 1995 г. Н. В. Вехов и А. Н. Кулиев в составе Морской комплексной арктической экспедиции посетили южную часть острова в районе пос. Варнек, участок побережья от устья р. Красная до п-ова Дьяконова. В результате проведенных работ выявлено 18 новых видов сосудистых растений, ранее не отмечавшихся во флоре острова (табл. 1).

К настоящему времени флора о-ва Вайгач насчитывает 272 вида сосудистых растений. Они относятся к 32 семействам и 109 родам. Ведущими по числу видов семействами являются: *Poaceae* — 39, *Asteraceae* — 23, *Cyperaceae* — 21, *Brassicaceae* — 21, *Caryophyllaceae* — 20, *Ranunculaceae* — 16, *Saxifragaceae* и *Rosaceae* — по 15 видов. Остальные семейства представлены 1—6 видами. Многовидовые роды флоры включают: *Carex* — 15, *Draba* — 13, *Saxifraga* — 12, *Ranunculus* — 11, *Salix* — 10, *Luzula* и *Potentilla* — по 8, *Taraxacum* — 7, *Eriophorum* и *Cerastium* — по 6 видов. Остальные рода представлены 1—5 видами.

Общими для всех пунктов, где проводились ботанические сборы, являются 153 вида, что составляет 58.4 % всей флоры (табл. 1). Найдены только в одном месте 53 вида (20.2 % флоры).

ТАБЛИЦА 2

Географическая структура флоры о-ва Вайгач

Географический элемент	Бухта Варнек		Губа Долгая		Р. Сармик		Р. Дровяная	
	число видов							
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Широтные:								
арктические	75	31.8	70	35.2	65	34.8	60	35.9
арктоальпийские	49	20.8	48	24.1	47	25.2	46	27.5
метаарктические	19	8.1	19	9.5	17	9.1	16	9.6
гипоарктические	18	7.6	11	5.5	8	4.3	7	4.2
гипоарктомонтанные	28	12.1	23	11.6	20	10.6	16	9.6
бореальные	4	1.7	3	1.5	1	0.5	2	1.2
арктобореальные	38	16.1	24	12.1	28	15.0	19	11.4
плюризональные	4	1.7	1	0.5	1	0.5	1	0.6
Долготные:								
циркумполярные	136	57.7	126	63.3	120	64.3	103	61.6
евразиатские	13	5.5	11	5.4	10	5.3	12	7.2
евразиатско-западноамериканские	13	5.5	7	3.4	7	3.9	6	3.6
восточноамериканско-евразиатские	2	0.8	2	1.0	1	0.5	1	0.6
амфиатлантические	18	7.6	14	7.0	10	5.3	11	6.6
европейские	11	4.7	4	2.0	5	2.7	4	2.4
европейско-американские	1	0.4	1	0.5	—	—	—	—
европейско-сибирские	14	5.7	9	4.4	10	5.3	8	4.8
европейско-сибирско-западноамериканские	2	0.8	1	0.5	2	1.0	2	1.2
восточноевропейско-западносибирские	4	1.7	3	1.5	2	1.0	2	1.2
сибирские	6	2.4	8	4.0	8	4.3	6	3.6
сибирско-американские	5	2.2	6	3.0	5	2.7	5	3.0
сибирско-западноамериканские	9	3.8	6	3.0	5	2.7	5	3.0
чукотско-американско-европейские	2	0.8	2	1.0	2	1.0	2	1.2
новоземельско-таймырские	1	0.4	—	—	—	—	—	—
Всего	236		199		187		167	

Во флоре отмечены растения 8 широтных групп (табл. 2). Во всей флоре о-ва Вайгач преобладают арктические (83, 31.6 %) и арктоальпийские (57, 21.8 %) виды. Бореальные вместе с арктобореальными насчитывают 47 видов, что составляет 18.0 %, а гипоарктические и гипоарктомонтанные — 51 вид и 19.5 %.

Долготные элементы во флоре представлены 15 группами. Доминируют виды с циркумполярными (152, 58.0 %), далее — евразиатскими и амфиатлантическими (по 19, 7.2 %), евразиатско-западноамериканскими (14, 5.3 %), европейскими ареалами (13, 5.0 %), остальные представлены 1—11 видами.

Для флоры о-ва Вайгач в целом характерно крайне невысокое (26 видов, 9.9 %) участие восточных элементов (сибирские, сибирско-американские, сибирско-западноамериканские).

Региональные различия во флоре

Бухта Варнек расположена в южной части острова, в проливе Югорский Шар. Растительность разнообразна, что связано с особенностями рельефа территории, где прослеживается несколько гряд, постепенно повышающихся с запада

на восток. Гряды заняты щебнистыми тундрами. На пологих склонах гряд щебнистые тундры сменяются пятнистыми кустарничково-моховыми. В межгрядовых понижениях господствуют гипново-осоковые и пушицевые болота. В нижних частях склонов гряд преобладают разнотравные луговины с сомкнутым растительным покровом.

Исключительно в южной части о-ва Вайгач встречаются представители всех географических групп растений и максимальна доля бореальных и арктобореальных видов (42 видов, 17.9 % флоры). Здесь хорошо выражено характерное для всего острова в целом соотношение растений с разными ареалами в Арктике. В составе широтных групп доля арктических и арктоальпийских видов более чем в 2 раза (соответственно 75 и 49 видов) превышает разнообразие бореальных (табл. 2).

Участие восточных элементов (сибирские, сибирско-американские, сибирско-западноамериканские) невелико и составляет 8.4 % (20 видов). Преобладают виды циркумполярные и с западными ареалами.

Губа Долгая находится в северной части острова и выходит в пролив Карские Ворота. Рельеф губы сходен с таковыми бухты Варнек. Растительность также во многом схожа. В отличие от юга острова, где растительные группировки обогащены бореальными видами растений, мигрировавшими сюда с континента в голоценовый оптимум, на севере активны арктоальпийские и арктические виды, распространившиеся здесь, по-видимому, в последний период похолодания с Южного острова Новой Земли.

Разнообразие представителей различных географических групп иное по сравнению с южным побережьем. Доминирующая роль арктических и арктоальпийских видов среди широтных групп сохраняется (118 видов, 59.6 % флоры). Среди долготных преобладают циркумполярные и евразиатские — 138 видов, и их относительная доля увеличивается до 68.7 % локальной флоры.

Участие восточных элементов по сравнению с югом острова возрастает — 10.0 % (20 видов).

Междуречья рек Талата—Сармик и Дровяная—Талейяха. Коренные породы перекрыты слоем четвертичных отложений, их выходы прослеживаются только на вершинах небольших по площади гряд и в долинах рек. На водоразделах преобладают пятнистые моховые тундры. В верхних частях пологих склонов обычны моховые кочковатые тундры. В понижениях рельефа и на морских террасах распространены плоскобугристые и низинные пушицево-моховые болота.

Восточное побережье острова существенно (в 1.2—1.3 раза) обеднено видами по сравнению с южным и северным побережьем. В междуречье рек Сармик—Талаты и Дровяная—Талейяха отмечено соответственно 187 и 167 видов (табл. 2). Преобладают широко распространенные на острове виды.

В целом сохраняется доминирующая роль растений с арктическими и арктоальпийскими ареалами: междуречье рек Сармик—Талата — 112 видов, 60.0 % и Дровяная—Талейяха — 106 видов, 63.5 %. Среди долготных групп: циркумполярных, евразиатских — Сармик—Талат 130 видов, 69.6 %; Дровяная—Талейяха — 115 видов, 67.8 %.

Участие восточных элементов сохраняется в пределах значений, характерных для всего острова — междуречье рек Сармик—Талата 18 видов, 10.4 %, и Дровяная—Талейяха 16 видов, 9.6 %.

Заключение

Несмотря на то что во флоре о-ва Вайгач выявлено достаточно большое число видов сосудистых растений, нельзя считать, что она изучена полностью. Больше половины территории вообще не попало в поле зрения исследователей. Даже на юге острова, в местах, часто посещавшихся ботаниками в 1930-е годы, были найдены новые виды.

Подводя итог, следует вкратце остановиться на особенностях распространения сосудистых растений на о-ве Вайгач. Хотя абсолютные высоты не превышают 170 м над ур. м., на нем выражена высотная поясность. На приморской равнине до отметок 40—60 м на юго-востоке и востоке острова характерны сообщества северных гипоарктических тундр. Поскольку мощность четвертичных отложений на равнине крайне неравномерна, часты выходы на дневную поверхность коренных пород, что резко меняет состав растительных сообществ в сторону увеличения арктических видов растений. Выше, по грядам и возвышенностям, развиваются горные арктические тундры, где на растительность огромное влияние оказывают гравитационные и солифлюкционные процессы. Растения находятся в условиях постоянно оползающих грунтов, неблагоприятного режима увлажнения, сильных ветров. На этих местообитаниях господствуют арктические виды и группировки горных арктических тундр, бореальные и гипоарктические виды приурочены к долинным комплексам, водным и околоводным группировкам и межгрядовым понижениям. По-видимому, южную и восточную (приблизительно до долины р. Талаты) части о-ва Вайгач следует отнести к подзоне северных гипоарктических тундр, остальную территорию — к подзоне арктических тундр.

Благодарности

Автор статьи выражает глубокую признательность В. В. Петровскому, Б. А. Юрцеву, А. Н. Лавренко за просмотр и определение некоторых трудно определяемых видов из крестоцветных, розоцветных, астровых, мятликовых, а также сотрудникам Лаборатории растительности Крайнего Севера БИН РАН О. В. Ребристой, Н. В. Матвеевой за помощь и внимание, проявленное к нашей работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авенариус И. Г., Репкина Т. Ю. Эволюция Печороморского региона в позденм неоплейстоцене—голоцене по геоморфологическим данным / Квартер-2005. Матер. IV Всерос. совещ. по изучению Четвертичного периода. Сыктывкар, 2005. С. 5—6.

Арктическая флора СССР / Под ред. А. И. Толмачева и Б. А. Юрцева. Т. 1—10. М.; Л., 1960—1987.

Железнова Г. В., Лавренко А. Н. О новых для острова Вайгач видах растений // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 4. С. 592—595.

Карта растительности европейской части СССР / Отв. ред. Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. ГУГК, 1979.

Морозов В. В., Кулиев А. Н. Новые виды сосудистых растений для флоры острова Вайгач // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 11. С. 95—99.

Перфильев И. А. Материалы к флоре островов Новой Земли и Колгуева. Архангельск, 1928. 73 с.

Толмачев А. И. Материалы для флоры европейских арктических островов // Журн. Русск. бот. о-ва. 1931. Т. 16. № 5—6. С. 460—472.

Толмачев А. И. Новые данные о флоре острова Вайгач // Бот. журн. 1936. Т. 21. № 1. С. 80—92.

Толмачев А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 195 с.

Флора северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Т. 1—4. Л.; 1974—1976.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.
Heuglin M. T. Beitrage zur Fauna, Flora und Geologie von Spitzbergen und Nowaja Semlja: Flora von Nowaja Semlja und Waigatsch (Reisen nach dem Nordpolarmeer in den J. 1870—1871) // Braunscheig, 1874. Bd III. S. 286—306.
Kjellman F. R. Die Phanerogamenflora von Nowaja Semlja und Waigatsch // Wiss. Ergebnisse der Vega-Expedition. 1883. Bd 8. S. 157—187.
Kjellman F. R., Lundstrom A. N. Phanerogamen von Nowaja Semlja, Waigatsch und Chabarova // Ibid. 1883. S. 140—156.
Pearson H. J. Appendix C. The flowering plants of Novaya Zemlya, etc. // Beyond Petsora Eastward. Two summer voyages to Novaya Zemlya and the islands of Barents Sea by Henry J. Pearson with appendices on the botany and geology by Colonel H. W. Feilden. London. R. H. Porter 7 Princes street, Cavendish square. 1899. W. P. 187—225.
Steffen H. Beitrage zur Flora und Pflanzengeographie von Nowaja Semlja, Waigatsch und Kolgujew // Beihefte zum Botanischen Centralblatt. 1926. Bd XLIV. Abt. II. S. 283—361.

SUMMARY

The flora of Vaigach Island comprises 272 vascular plant species of 32 families and 109 genera. The dominating families are as follows: *Poaceae* (39 species), *Asteraceae* (23), *Cyperaceae* (21), *Brassicaceae* (21), *Caryophyllaceae* (20), *Ranunculaceae*(16), *Saxifragaceae*(15) and *Rosaceae* (15). The species are classified into 9 latitudinal and 14 longitudinal geographical groups. The most of them (173) are arctic (truly arctic and arctic-alpine), and circumpolar (153) species. On the base of its analysis by species number, taxonomic structure, distribution of geographical groups, the flora of Vaigach takes an intermediate position between floras of Novaya Zemlya Islands and Yugor Peninsula.
The history of the Vaigach Island flora formation from the early Upper Pleistocene is discussed.

УДК 581.9(470.11) : 581.526.533 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 12

© Н. В. Орловская

ФЛОРА ИЗВЕСТНЯКОВ УСТЬЯ РЕКИ ИНДИГИ (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

N. V. ORLOVSKAYA. FLORA OF THE LIMESTONE HABITATS AT THE INDIGA RIVER MOUTH (ARKHANGELSK REGION)

Сыктывкарский государственный университет
167001 Сыктывкар, Октябрьский пр., 55
Факс (8212) 43-68-20
E-mail: botany@syktsu.ru
Поступила 10.04.2007

Флора выходов известняков изучена в устье р. Индиги на северо-востоке европейской Арктики. Она насчитывает 99 видов сосудистых растений, относящихся к 77 родам, 34 семействам. Только здесь в состав тундровой флоры входят *Cystopteris fragilis*, *Aconitum septentrionale*, *Ribes hispidulum*, *Chaerophyllum prescottii*, *Vicia cracca*, *Potentilla crantzii*, *P. kuznetzowii*, *Silene tatarica*, *Ranunculus monophyllus*, *Cortusa matthioli*, *Plantago media*, *Galium physocarpum*, *Valeriana wolgensis*, *Erigeron acris*, *Tussilago farfara*, *Crepis sibirica*. Дана биогеографическая характеристика кальцефильного флористического комплекса, в котором присутствуют региональные реликтовые виды.
Ключевые слова: флора, сосудистые растения, известняки, р. Индига, Малоземельская тундра, Архангельская обл.

Специфика флоры и растительности известняков привлекает внимание многих исследователей. Выходы известняков в равнинных тундрах Северо-Востока европейской части России — явление уникальное, обусловливающее богатство флоры данной территории, но сведения о них исключительно малочисленны.

Цель данного сообщения — разносторонний анализ флористического комплекса известняков береговых обнажений в устье р. Индиги и ее притоков: Большой и Малой Щелихи.

Характеристика района исследования

Район исследования находится в окрестностях пос. Индига (67°39′ с. ш., 49°03′ в. д.), на территории Ненецкого автономного округа Архангельской обл.

Р. Индига протяженностью 193 км протекает по Малоземельской тундре в долготном направлении, впадает в Индигскую губу Баренцева моря. Восточная горная цепь Тиманского кряжа, названная Каменноугольной («Известняковой») грядой, тянется вдоль левобережья реки, пересекая р. Индигу в верхнем течении («Железные ворота»). Берега около устья р. Индиги и ее притоков Большой и Малой Щелихи похожи на каньоны, где известняк выходит на дневную поверхность пластами. Известняки Тимана образовались из члеников морских лилий (криноидеи), формировавших заросли на дне силурийского моря (Варсанофьева, 1934).

Район характеризуют следующие климатические показатели: средняя температура самого холодного месяца –18.8 °C, самого теплого месяца 12.1 °C; годовая амплитуда средних месячных температур достигает 30.9 °C; сумма среднесуточных температур выше 10 °C за период вегетации составляет 555 градусо-дней; абсолютный минимум температур воздуха –52 °C; 33 °C — абсолютный максимум температур воздуха; среднее годовое количество осадков — 363 мм, в безморозный период выпадает не менее половины; отмечается 216 дней со снежным покровом, который устанавливается в конце сентября—октябре (Состояние..., 1995).

По геоботаническому районированию территория относится к Восточноевропейской подпровинции Восточноевропейско-Западносибирской провинции субарктических тундр (Александрова, 1977). В растительном покрове господствуют сообщества с доминированием карликовой березы (*Betula nana* L.) и различных видов ив (часто встречаются *Salix glauca* L., *S. lanata* L., *S. lapponum* L.). На водоразделах преобладают ивняково-мелкоерниковые мелкобугорковые сообщества с разреженным ярусом из низкорослых кустарников. Эти сообщества обладают хорошо выраженной мозаичностью и мощной моховой дерниной. Высокие (до 2 м) ивовые кустарники (с участием *Salix phylicifolia* L.) приурочены к нижним частям склонов. Развиты небольшие крупнобугристые и плоскобугристые болота, нивальные и склоновые луговины, с участием бореальных трав (*Alopecurus pratensis* L., *Bistorta major* S. F. Gray, *Ranunculus repens* L.). По морскому побережью распространены тундровые лайды (*Puccinella phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr., *Triglochin maritimum* L., *Arctanthemum arcticum* (L.) Tzvel. subsp. *polare* (Hult.) Tzvel. и др.), дюны.

Материалы и методы

При проведении исследований использовалась концепция конкретных флор А. И. Толмачева (1931). Теоретической основой работы является представление об иерархии естественных флор Б. А. Юрцева (1982, 1987). Сосудистые растения экотопов, приуроченных к выходам известняков, являются частью естественной локальной флоры (ЛФ) окрестностей пос. Индига. Систематическая и географическая характеристики этой ЛФ приведены по данным изучения приморских флор

восточноевропейской Арктики (Орловская, 1997). Список парциальной флоры известняков составлен на основе гербарных сборов и геоботанических описаний. В него включены виды, найденные только на известняках. Собранные образцы растений хранятся в Гербариях Сыктывкарского государственного университета и Института биологии Коми научного центра РАН.

Латинские названия таксонов, информация об ареале, экологических и ценотических группах, жизненной форме даны согласно сводке «Сосудистые растения Российской Арктики...» Н. А. Секретаревой (2004), обобщающей флору Арктики на данный момент. Ландшафтная активность определена с учетом разнообразия экотопов, заселяемых видом на исследуемой территории. Ступени активности видов оценены в баллах: 1 — неактивные; 2 — низкоактивные; 3 — среднеактивные; 4 — высокоактивные (Юрцев, 1968). Парциальная активность приведена по характерному для вида уровню численности особей (од. экз. — одиночные экземпляры, мал. — малочисленные, мас. — массовые) на исследованных экотопах.

Результаты

Список сосудистых растений, произрастающих на выходах известняков по берегам р. Индиги в Малоземельской тундре, содержит 99 видов сосудистых растений (из них 5 северных подвидов), которые принадлежат к 77 родам и 34 семействам. Число видов парциальной флоры выходов известняков составляет 2/5 локальной флоры сосудистых растений окрестностей пос. Индига.

Athyriaceae: *Cystopteris fragilis* (L.) Bernch., 1 од. экз.; *Botrychiaceae*: *Botrychium lunaria* (L.) Sw., 2 мал.; *Equisetaceae*: *Equisetum arvense* L., 2 мас.; *E. pratense* Ehrh., 2 мас.; *E. scirpoides* Michx., 2 мал.; *Cupressaceae*: *Juniperus communis* L., 1 мал.; *J. sibirica* Burgsd., 1 мал.; *Poaceae*: *Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm., 3 мас.; *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult., 1 мал.; *Alopecurus pratensis* L., 1 мал.; *Festuca rubra* L., 2 мас.; *Poa alpina* L., 1 мас.; *P. glauca* Vahl s. l., 1 мал.; *P. pratensis* L., 1 мал.; *Puccinellia pulvinata* (Fries) Tzvel., 1 мал.; *Cyperaceae*: *Carex capillaris* L., 1 мал.; *C. juncella* (Fries) Th. Fries (=*C. wiluica* Meinsh.), 1 од. экз.; *C. lachenalii* Schkuhr (=*C. tripartita* auct. non All.), 1 мал.; *Juncaceae*: *Juncus arcticus* Willd., 1 мал.; *Luzula multiflora* (Retz.) Lej. subsp. *frigida* (Buchenau) V. Krecz., 3 мас.; *Salicaceae*: *Salix arbuscula* L., 2 мас.; *S. lanata* L. s. str., 4 мас.; *S. polaris* Wahlenb., 4 мас.; *S. reticulata* L., 2 мас.; *Betulaceae*: *Betula nana* L. s. str., 3 мас.; *Polygonaceae*: *Bistorta major* S. F. Gray (=*Polygonum bistorta* L.), 2 мал.; *B. vivipara* (L). S. F. Gray (=*Polygonum viviparum* L.), 3 мас.; *Caryophyllaceae*: *Stellaria peduncularis* Bunge, 3 мас.; *Dichodon cerastoides* (L.) Reichenb. (=*Cerastium cerastoides* (L.) Britt.), 1 мал.; *Cerastium arvense* L., 1 мал.; *Silene tatarica* (L.) Pers., 1 мал.; *Gastrolychnis angustiflora* Rupr. s. str., 2 мал.; *G. involucrata* (Cham. et Schlecht.) A. et D. Löve (=*G. affinis* (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhancz.), 1 мал.; *Dianthus superbus* L., 1 мал.; *Ranunculaceae*: *Trollius europaeus* L., 1 мас.; *Delphinium elatum* subsp. *cryophilum* (Nevski) Jurtz., 1 од. экз.; *Aconitum septentrionale* Koelle, 1 мал.; *Ranunculus glabriusculus* Rupr., 2 мал.; *R. monophyllus* Ovcz., 1 мал.; *R. repens* L., 2 мал.; *Thalictrum alpinum* L., 2 мал.; *Brassicaceae*: *Erysimum cheiranthoides* L., 1 мал.; *Arabis alpina* L., 2 мал.; *Draba hirta* L., 3 мал.; *Saxifragaceae*: *Saxifraga cernua* L., 3 мал.; *S. nivalis* L., 1 од. экз.; *Chrysosplenium tetrandrum* (Lund ex Malmgr.) Th. Fries, 1 од. экз.; *Grossulariaceae*: *Ribes hispidulum* (Jancz.) Pojark., 1 од. экз.; *Rosaceae*: *Rubus arcticus* L., 3 мас.; *Potentilla crantzii* (Crantz) G. Beck ex Fritsch., 2 мал.; *P. kuznetzowii* (Gowor.) Juz., 1 мас.;

Sibbaldia procumbens L., 3 мас.; *Alchemilla murbeckiana* Bus., 2 мал.; *Fabaceae*: *Trifolium repens* L., 1 од. экз.; *Astragalus frigidus* (L.) A. Gray s. str., 1 мас.; *Vicia cracca* L., 1 од. экз.; *Geraniaceae*: *Geranium albiflorum* Ledeb., 1 од. экз.; *Empetraceae*: *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, 3 мас.; *Violaceae*: *Viola biflora* L., 3 мас.; *Onagraceae*: *Epilobium davuricum* Fisch. ex Hornem., 1 мал.; *Apiaceae*: *Chaerophyllum prescottii* DC., 1 од. экз.; *Pachypleurum alpinum* Ledeb., 4 мас.; *Conioselinum tataricum* Hoffm., 1 мал.; *Heracleum sibiricum* L., 1 мал.; *Pyrolaceae*: *Pyrola grandiflora* Radius, 3 мал.; *Ericaceae*: *Ledum palustre* L. subsp. *decumbens* (Ait.) Hult., 3 мал.; *Arctous alpina* (L.) Niedenzu, 2 мал.; *Vaccinium vitis-idaea* L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult., 2 мас.; *Primulaceae*: *Cortusa matthiolii* L., 1 мал.; *Trientalis europaea* L., 1 мал.; *Gentianaceae*: *Gentiana verna* L. (=*G. arctica* Grossh.), 1 мал.; *Comastoma tenellum* (Rottb.) Toyokuni, 1 од. экз.; *Lomatogonium rotatum* (L.) Fries. ex Fern., 1 од. экз.; *Boraginaceae*: *Myosotis asiatica* (Vestergren) Schischk. et Serg., 3 мал.; *Scrophulariaceae*: *Veronica longifolia* L., 2 од. экз.; *Euphrasia frigida* Pugsl., 2 мал.; *Bartsia alpina* L., 2 мал.; *Pedicularis lapponica* L., 2 мал.; *P. verticillata* L., 2 мал.; *Plantaginaceae*: *Plantago media* L., 1 од. экз.; *Rubiaceae*: *Galium boreale* L., 2 мал.; *G. physocarpum* Ledeb., 1 од. экз.; *Valerianaceae*: *Valeriana capitata* Pall. ex Link., 3 мал.; *V. wolgensis* Kazak., 1 од. экз.; *Campanulaceae*: *Campanula rotundifolia* L., 1 од. экз.; *Asteraceae*: *Erigeron acris* L., 1 од. экз.; *Antennaria dioica* (L.) Gaerth., 1 од. экз.; *Achillea nigrescens* (E. Mey.) Rydb., 2 мал.; *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch. Bip., 4 мас.; *Tussilago farfara* L., 1 мал.; *Petasites frigidus* (L.) Fries (=*Nardosmia frigida* (L.) Hook.), 3 мал.; *Tephroseris integrifolia* (L.) Holub (=*Senecio integrifolius* (L.) Clairv.), 3 мал.; *Ligularia sibirica* (L.) Cass. subsp. *arctica* (Pojark.) V. Sergienko, 1 од. экз.; *Taraxacum ceratophorum* (Ledeb.) DC., 1 од. экз.; *T. croceum* Dahlst. (=*T. lapponicum* (Kihlm.) Hand.-Mazz.), 1 од. экз.; *Crepis nigrescens* Pohle, 1 мал.; *C. sibirica* L., 1 од. экз.; *Hieracium alpinum* L., 3 мал.; *H. timanense* Schljak. (*H.* agg. *laevigatum* Willd.), 1 од. экз.

Таксономическая характеристика. Систематическая структура парциальной и локальной флор сходна с таковой флорой Арктики в целом (Толмачев, 1974) и полосы южной тундры северо-востока европейской ее части (Ребристая, 1977). Ведущие семейства (14) объединяют 62—70 % списка видов сосудистых растений (табл. 1). В спектре семейств для известняков отмечаются богатые по числу видов семейства *Asteraceae* (14 %), *Poaceae*, *Ranunculaceae* и *Caryophyllaceae*. Сем. *Asteraceae* представлено здесь 11 родами (в основном одновидовыми). *Rosaceae* и *Scrophulariaceae* включают по 5 видов. Набор видов семейств *Primulaceae* и *Gentianaceae*, присутствие представителей *Athyriaceae*, *Cupressaceae*, *Grossulariaceae* отражают специфику флоры экотопов на выходах известняков. Роды *Salix*, *Equisetum*, *Carex*, *Poa*, *Ranunculus* имеют по 3 вида, преимущественно с циркумареалами. Флору на известняках в основном формируют роды с одним видом, что указывает на ее миграционный характер.

Географическая характеристика. Анализ широтных элементов выявил 3 фракции, включающие 12 групп (табл. 2). Черты «бореальности» флористического комплекса отражает число видов, принадлежащих к бореальной фракции (43.4 %); среди них полизональные — *Botrychium lunaria*, *Cerastium arvense* и *Tephroseris integrifolia*. Гипоаркто-монтанная (20.2 %) и арктоальпийская (21.2 %) группы указывают на альпийский генезис парциальной флоры. Группа арктических и метаарктических включает *Gastrolychnis angustiflora*, *G. involucrata*, *Salix polaris*, *Potentilla kuznetzowii*, *Euphrasia frigida*, *Chrysosplenium tetrandrum*.

Самобытность комплекса проявляется в сохранении редких для приморской тундры сочетаний видов. На более пологих склонах (не более 15—20°) преиму-

ТАБЛИЦА 1

Спектр ведущих (по числу видов) семейств парциальной флоры известняков и локальной флоры пос. Индига

Название семейств	Парциальная флора известняков			Локальная флора пос. Индига		
	№	число видов	доля, %	№	число видов	доля, %
Asteraceae	1	14	14.0	2	26	0.4
Poaceae	2	8	8.0	1	33	13.2
Ranunculaceae	3—4	7	7.0	4—5	13	5.2
Caryophyllaceae	3—4	7	7.0	6	12	4.8
Rosaceae	5—6	5	5.0	4—5	13	5.2
Scrophulariaceae	5—6	5	5.0	8	10	4.0
Cyperaceae	7—9	4	4.0	3	21	8.4
Salicaceae	7—9	4	4.0	7	11	4.4
Apiaceae	7—9	4	4.0	13—15	5	2.0
Brassicaceae	10—13	3	3.0	9	9	3.4
Fabaceae	10—13	3	3.0	11	7	2.8
Equisetaceae	10—13	3	3.0	12	6	2.4
Saxifragaceae	10—13	3	3.0	13—15	5	2.0
Juncaceae				10	8	3.2
Всего видов в 10 ведущих семействах		70	70.1		156	62.2
Число 1—2 видовых семейств		21	21.2		30	58.8
Общее число семейств		34	100		51	100

ТАБЛИЦА 2

Распределение видов флористического комплекса тундровых известняков р. Индиги по широтным географическим элементам, %

Широтные географические элементы	Парциальная флора известняков (99 видов)	Локальная флора пос. Индига (250 видов)	Канино-Печорский р-н (Секретарева, 2004) (515 видов)
Арктическая фракция:	**27.3**	**20.1**	**29.1**
метаарктические	2.0	2.0	13.2
арктические	4.1	4.2	3.5
арктоальпийские	21.2	13.9	12.4
Гипоарктическая фракция:	**29.3**	**28.8**	**24.3**
гипоарктические	9.1	13.9	11.3
гипоарктомонтанные	20.2	14.9	13.0
Бореальная фракция:	**43.4**	**51.1**	**46.6**
арктобореальные	16.2	9.3	11.3
арктобореально-монтанные	4.0	2.1	2.9
бореальные	16.2	34.3	23.1
бореально-монтанные	1.0	0.4	1.2
бореально-неморальные	1.0	1.0	1.3
бореально-степные	2.0	1.0	0.6
плюризональные	3.0	3.0	6.2

щественно южных экспозиций с задернованным субстратом формируются богатые видами и физиономически своеобразные сообщества. В травостое совместно произрастают бореальные — *Cortusa matthioli*, *Ranunculus repens*, *Aconitum septentrionale*, *Trollius europaeus* (2 последних более 80 см высотой) и низкорослые тундровые виды — *Thalictrum alpinum*, *Delphinium elatum* subsp. *cryophilum*, *Pachypleurum alpinum*. На более крутых склонах часто встречаются *Myosotis asiatica*, *Gentiana verna*, *Pedicularis verticillata*, *Sibbaldia procumbens*. Группа гипоаркто-монтанных видов многочисленна (20.2 %), среди них повсеместно отмечаются *Viola biflora*, *Valeriana capitata*, *Poa glauca*, *Salix lanata*. Обращает на себя внимание факт одновременного произрастания на известняках бореального древовидного кустарника *Juniperus communis* и континентального гипоарктоальпийского гемипростратного *J. sibirica*, приуроченного в границах своего циркумполярного ареала к кустарникам подгольцевого пояса гор.

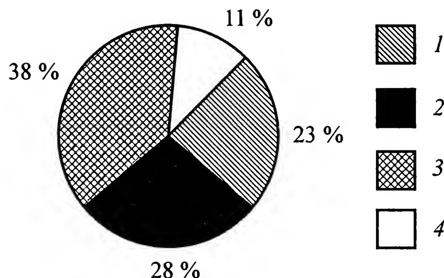
Долготные элементы. Большая часть списка — виды с циркумареалом. Значительна доля этих видов и в локальной флоре пос. Индига, и в Канино-Печорском районе в целом (табл. 3). Группа видов с европейским распространением многочисленна (20.2 %). Среди них отмечены арктоальпийский *Gentiana verna*, аркто-бореальный вид побережий *Puccinellia pulvinata*, бореальные *Cortusa matthiolii*, *Trifolium repens*. Евразийская фракция объединяет 29.3 % видов комплекса (повсе-

ТАБЛИЦА 3

Распределение видов флористического комплекса тундровых известняков р. Индиги по долготным географическимэлементам, %

Долготные географические элементы	Парциальная флора известняков (99 видов)	Локальная флора пос. Индига (250 видов)	Канино-Печорский р-н (Секретарева, 2004) (515 видов)**
1. Виды с циркумареалами:	**40.4**	**47.8**	**45.6**
циркумполярные	25.3	*	26.2
циркумбореальные	12.1		14.5
циркумголарктические и космополитные	3.0		4.9
2. Амфиатлантические:	**7.1**	**6.8**	**6.2**
восточноамериканско-европейские	3.0		
то же с проникновением в западную часть Сибири	4.1		—
3. Азиатско-американские:	**2.0**	**0.4**	**1.0**
восточносибирско-американские	2.0		—
4. Евразийские:	**29.3**	**33.5**	**27.0**
собственно евразийские	12.1		9.9
евразийские, заходящие в Северную Америку	10.1		5.4
европейско-сибирские	7.1		11.7
5. Европейские:	**20.2**	**11.1**	**13.4**
европейские (в том числе проникающие в Западную Сибирь)	14.1		9.7
восточноевропейские (в том числе уральские и новоземельские)	6.1		3.1
6. Азиатские:	**1.0**	**0.4**	**6.2**
сибирские	1.0		2.1

Примечание. * — данные не приведены, так как при анализе ЛФ использована иная система их выделения. ** — 0.6 % видов преимущественно американских, не отмеченных на исследованной территории.



Спектр жизненных форм сосудистых растений парциальной флоры экотопов на выходах известняков равнинной тундры в устье р. Индиги.

1 — вегетативно-неподвижные: стержнекорневые — 17.2 %, кистекорневые — 4.0 %, клубнеобразующие — 1.0 %; *2* — вегетативно-слабоподвижные: плотнокустовые — 3.0 %, рыхлокустовые — 10.1 %, короткокорневищные — 15.2 %; *3* — вегетативно-подвижные: длиннокорневищные — 28.3 %, наземноползучие — 3.0 %, столонообразующие — 6.1 %, корнеотпрысковые — 1.0 %; *4* — кустарники и кустарнички — 11.1 %.

местно произрастающие виды *Astragalus frigidus*, *Pachypleurum alpinum* и редкий в тундре бореально-степной вид *Plantago media*).

Состав жизненных форм. Флора выходов известняков включает 22 типа жизненных форм сосудистых растений. Эдафический фактор способствует произрастанию на известняках вегетативно-подвижных растений (38.4 %), среди которых 28.3 % длиннокорневищных видов (см. рисунок). Основу парциальной флоры составляют многолетние травы (69.7 % — гемикриптофиты, 10.1 — геофиты, 6.0 — травянистые хамефиты, 6.1 % — терофиты). Обращает внимание присутствие монокарпиков *Erysimum cheiranthoides*, *Comastoma tenellum*, *Lomatogonium rotatum*, *Euphrasia frigida*, *Erigeron acris*, *Crepis nigrescens*, столонообразующих растений *Trientalis europaea*, *Saxifraga cernus* и клубнеобразующего *Chaerophyllum prescottii*. В составе парциальной флоры отмечено 11 видов древесных растений (фанерофит — *Juniperus communis*; микрофанерофиты — бореальный *Ribes hispidulum*, *J. sibirica*, *Betula nana*, *Salix arbuscula*; 6.1 % — нанофанерофитов).

Эколого-ценотическая характеристика. Ценотическая структура флористического комплекса известняков неоднородна. Виды тундровой ценосвиты составляют 51 %, широкой экологической амплитуды — 31, луговой — 10, лесной — 8 %. Тундровая группа включает 25 видов луговинных тундр. Это обычные растения восточноевропейских тундр, такие как *Pachypleurum alpinum*, *Luzula multiflora* subsp. *frigida*, *Stellaria peduncularis* и редкие, включенные в региональную Красную книгу (2006) *Delphinium elatum* subsp. *cryophilum*, *Gentiana verna*. Обычны на известняках виды, предпочитающие щебнистые участки тундры: *Saxifraga nivalis*, *Poa glauca*, *Bistorta vivipara*, *Salix polaris*, *Gastrolychnis angustiflora* и *G. involucrata*.

Таежная ценосвита (17 видов) включает кустарники (*Juniperus communis*, *Ribes hispidulum*) и травянистые поликарпики (*Trientalis europaea*, *Galium boreale*, *G. physocarpum*, *Valeriana wolgensis*, *Crepis sibirica*, *Alopecurus pratensis*, *Vicia cracca*). Специфику экологических условий отражает присутствие лесостепных видов *Silene tatarica* и *Plantago media*.

По отношению к фактору увлажнения выделено 7 групп: мезофиты (43.4 %), гигромезофиты (20.2 %), ксеромезофиты (13.0 %), эвритопные (встречающиеся от умеренно сухих до умеренно сырых местообитаний, 12.1 %), мезогигрофиты (5.1 %), мезоксерофиты и гигрофиты (по 3.1 %). Мезофиты представлены видами, достаточно активными на известняках. Гигрофиты — *Carex capillaris*, *C. juncella* и *Juncus arcticus* — заселяют понижения в рельефе и не являются активными.

Кальцефит — 1 вид *Salix arbuscula*. Гемикальцефитов — 11 видов, включающих ивы (*S. lanata*, *S. reticulata*, *S. polaris*), лапчатки (*P. crantzii*, *P. kuznetzowii*) и *Thalictrum alpinum*, *Epilobium davuricum*, *Gentiana verna*, *Bartsia alpina*, *Hieracium timanense*. Остальные виды флористического комплекса индифферентны к присутствию кальция.

Активность видов. Известняки заселяются в основном видами (52 %) ландшафтно неактивными; 24 % — низко активные, 19 % — среднеактивные и только 5 % — высокоактивные виды, широко распространенные в восточноевропейских тундрах: *Salix lanata*, *S. polaris*, *Astragalus frigidus*, *Pachypleurum alpinum*, *Tanacetum bipinnatum*. Широта экологической амплитуды, будучи составной частью ландшафтной активности, отражает пластичность этих видов. Стенотопные петрофиты *Cystopteris fragilis* и *Salix arbuscula* отмечаются редко, предпочитают трещины в известняках, карнизы.

Обсуждение и выводы

Для анализа флоры выходов известняков европейского северо-востока значимы работы М. Э. Кирпичникова (1947), Ю. П. Юдина (1963), где проблема флоры известняков рассматривается как общегеографическая. Давно известно, что на кальцийсодержащих породах особенно успешно сохраняются реликтовые представители флоры. Все местообитания, богатые соединениями кальция, Ю. П. Кожевников (1983) рассматривает как 3 сборных комплекса: эрозионный, аллювиальный и карстовый. К эрозионному комплексу он относит известняковые обнажения рек европейского северо-востока. Флористические комплексы обнажений известняков по берегам рек Среднего Тимана хорошо изучены (Лащенкова, Улле, 1978; Лащенкова, Непомилуева, 1982; Улле, 1982). Флора береговых обнажений известняков таежных рек европейского Северо-Востока насчитывает 105—120 видов сосудистых растений и сохраняет комплекс арктоальпийских и арктических видов, реликтовых для тайги.

На Северном Тимане, в районе лесотундры верхнего течения р. Индиги, сообщества на выходах известняков изучались А. Н. Кулиевым (1987). Он отмечает в елово-березовом редколесье *Cotoneaster uniflora*, *Rubus idaeus*, *Actaea erythrocarpa*, *Paeonia anomala* — виды, не доходящие до побережий Индигской губы. В полосе южной тундры известняковый комплекс по р. Воркуте (влияние Полярного Урала) сохраняет 120 видов сосудистых растений (Кулиев, 1980). По сравнению с этими территориями на известняках р. Индиги в тундре произрастает меньше видов.

Однако флороценотический комплекс весьма своеобразен как по составу видов, так и по облику растительных сообществ. Самобытность и реликтовость комплекса проявляется в сохранении редких для тундры сочетаний бореальных и арктоальпийских видов.

Значение имеет то, что известняковые породы теплее и суше других, более влажных и холодных. Они нагреваются быстрее, снег стаивает с них раньше, увеличивая сроки вегетации. Более контрастно выражена дифференцирующая роль рельефа в распределении тепла, влаги и других факторов среды. Данные факторы отражаются в структуре парциальной флоры экотопов как в тайге, так и в тундре. Для сохранения видов на известняках немаловажным фактором является обновление поверхности почвы. Эродирование поверхности известняков не позволяет развиваться сплошному моховому покрову, характерному для плакорной тундры. Медленное оползание наклонных поверхностей способствует массовому развитию

кустарничков, которые закрепляют обломочные массы, трансформируя их в перегнойно-карбонатную почву и благоприятствуя вселению вегетативно-подвижных травянистых поликарпиков.

Кальцефильность — понятие относительное. Ю. П. Юдин подразделил растения известняков условно на 3 категории: 1 — «абсолютные», характерные только для выходов известняков; 2 — виды «безусловные», встречающиеся в составе комплекса на известняках, но произрастающие в горах Урала, лесотундре; 3 — виды «условные», встречающиеся в составе комплекса, но произрастающие и в других местообитаниях. На известняках таежной зоны 31 % всего комплекса — это «абсолютные» виды (Юдин, 1963). Из их числа лишь *Potentilla kuznetzowii* обнаружен на известняках р. Индиги. Но 20 % видов можно в наших условиях отнести к «абсолютным». Эти виды не отмечены на Индиге за пределами выходов известняка. Обособить категорию «безусловных» видов по Ю. П. Юдину сложно, так как 80 % видов отмечены и вне известняковых экотопов. Сравнение списка видов флоры известняков таежных рек (Юдин, 1963), р. Воркуты (Кулиев, 1980) и кальцефилов Мурманской обл. (Раменская, 1983) позволяет выделить 21 вид, общий с известняками р. Индиги. Среди них — *Potentilla crantzii*, *Salix reticulata*, *S. lanata*, *S. polaris*, *Gentiana verna*, *Ligularia sibirica* subsp. *arctica*, *Draba hirta*, *Equisetum scirpoides* и другие.

Ю. П. Юдин, высказывая мысль об одновременности происхождения известнякового комплекса таежного Северо-Востока европейской части России, основывается на сходстве его видового состава. Сравнение таксономической структуры флоры известняков по р. Воркуте (Кулиев, 1980) и р. Индиге выявило только 42 общих вида. По данным А. Н. Кулиева (1980), выходы известняков долины р. Воркуты, трансформированные антропогенным воздействием (влияние цементного завода, добыча известняка), больше заселяются злаками (12 видов), осоками (6 видов) и видами, общими с Полярным Уралом (в том числе *Thymus paucifolius* Klok.). Состав флористических комплексов выходов известняков рек Индиги и Воркуты (восток Большеземельской тундры, т. е. полосы южных тундр), определяется историческими, географическими условиями и антропогенным влиянием. Территория, где на дневную поверхность выходят известняки р. Индиги, находится под непосредственным влиянием Баренцева моря.

Таким образом, выходы известняков, заселяемые видами, расширяющими естественный ареал по долине р. Индиги, в целом увеличивают флористическое разнообразие территории. 99 видов сосудистых растений выходов известняков — это 40 % состава локальной флоры. В районе исследования широкое распространение имеют кислые торфянистые субстраты, ограничивающие произрастание многих видов в силу их биологических особенностей. Выходы известняков благодаря их геохимическим (повышение евтрофности субстрата за счет обогащения их кальцием) и физическим (теплопроводимость) свойствам являются тем рефугиумом, который играет важную роль для таких видов. Самобытное сочетание теплолюбивых бореальных и арктоальпийских видов подчеркивает таежно-альпийский генезис комплекса. Уникальность тундрового комплекса на известняках характеризуется преобладанием видов вегетативно-подвижных, с широкой экологической амплитудой и неактивным ландшафтным распространением. Наличие узкоареальных эндемиков (*Delphinium elatum* subsp. *cryophilum*, *Gentiana verna* (=*G. arctica* Grossh.), *Crepis nigrescens*), а также растений, неуклонно сокращающих свою численность в регионе (*Potentilla kuznetzowii*, *Lomatogonium rotatum*, *Cortusa matthiolii*) — требует бережного отношения к данным территориям и дальнейшего изучения.

Благодарности

Автор благодарит Б. И. Груздева и В. А. Мартыненко за многочисленные консультации и помощь в определении критических групп видов, Г. Ю. Конечную за полезные замечания при подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 189 с.

Варсанофьева В. А. Происхождение Урала и его горных богатств. М., 1934. 268 с.

Кирпичников М. Э. Заметка о флоре известняков по р. Белой Кедве // Бот. журн. 1947. Т. 32. № 5. С. 197—199.

Кожевников Ю. П. Кальцефилия растений Беломорско-Кулойского плато // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 2. С. 152—161.

Красная книга Ненецкого автономного округа / Отв. ред. Н. В. Матвеева, науч. ред. О. В. Лавриненко, И. А. Лавриненко. Нарьян-Мар, 2006. 450 с.

Кулиев А. Н. Растительность выходов известняков долины реки Воркуты // Охрана редких растений и фитоценозов. М., 1980. С. 8—21.

Кулиев А. Н. Редкие растительные сообщества Северного Тимана // Вопросы охраны редких видов растений и фитоценозов. Сборник научных трудов. М., 1987. С. 53—59.

Лащенкова А. Н., Улле З. Г. К изучению флоры и растительности Среднего Тимана и их охране // Тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1978. № 39. С. 51—60.

Лащенкова А. Н., Непомилуева Н. И. Редкие растительные сообщества Среднего Тимана, нуждающиеся в охране // Тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1982. № 56. С. 28—36.

Орловская Н. В. Приморские флоры восточноевропейской Арктики, характеристика и анализ: Автореф. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 1997. 16 с.

Раменская М. Л. Флора и растительность Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 214 с.

Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 19767. 334 с.

Секретарева Н. А. Сосудистые растений Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 131 с.

Состояние окружающей среды Северо-Западного и Северного регионов России. СПб., 1995. 370 с.

Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. Русск. бот. о-ва. 1931. Т. 16. № 1. С. 111—124.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Улле З. Г. О флористическом комплексе на известняках в бассейне Белой Кедвы // Тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1982. № 56. С. 37—47.

Юдин Ю. П. Реликтовая флора известняков Северо-Востока европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1963. Т. 4. Вып. 4. С. 493—571.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 233 с.

Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22.

Юрцев Б. А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 13—28.

SUMMARY

The list of vascular plants collected on the riverbank outcrops of carbonate rocks at the Indiga River mouth (Arkhangelsk Region) numbers 99 species of 77 genera and 34 families. The limestone outcrops occur rather rarely in Malozemelskaya tundra. The characteristic features of calcicolous floristic complex are given.

УДК 581.526.45(470.23) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 12

© М. А. Макарова

ЛУГОВЫЕ СООБЩЕСТВА ОЗЕРНЫХ ТЕРРАС СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИЛАДОЖЬЯ

M. A. MAKAROVA. THE LAKE TERRACE MEADOW COMMUNITIES OF THE NORTH-WESTERN LADOGA REGION

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: medvedetz@yandex.ru
Поступила 26.02.2007
Окончательный вариант получен 07.06.2007

Дана геоботаническая характеристика суходольных луговых сообществ Северо-Западного Приладожья. Проведено сравнение выделенных синтаксонов с классификационными единицами других авторов. Охарактеризованы особенности освоения территории в прошлом, которые сильно повлияли на состав, строение и современное состояние луговых сообществ.
Ключевые слова: луга, озерные террасы, Северо-Западное Приладожье.

Проведено изучение луговых сообществ, занимающих озерные террасы Северо-Западного Приладожья. Работы проходили в пределах административных границ Ленинградской обл. в северо-восточной части Карельского перешейка (рис. 1). На исследованной территории располагаются учебно-научная база С.-Петербургского государственного университета, гранитодобывающие карьеры, порт, пос. Кузнечное и д. Березово. Часть побережья Ладожского озера и прилегающие острова включены в проектируемый заказник «Кузнечное» (Красная.., 1999). Для данной территории автором была составлена крупномасштабная карта современной растительности м. 1 : 25 000, закартированная площадь составляет около 15 км^2. С севера ключевой участок примыкает к границе с Республикой Карелия, северо-восточной границей участка служит береговая линия Ладожского озера, западная тянется от д. Березово (у границы с Карелией) до пос. Кузнечное, юго-западная и юго-восточная границы пролегли от пос. Кузнечное к берегам Ладожского озера.

Исследованная территория, согласно физико-географическому районированию, относится к району Северо-Западного Приладожья южнотаежной подпровинции Кольско-Карельской провинции (Исаченко, Резников, 2003). Ландшафты представляют собой южную окраину Балтийского (Фенноскандинавского) кристаллического щита, сложенного плотнокристаллическими гранитами и гранитогнейсами архея и нижнего протерозоя. Согласно геоботаническому районированию, данная территория входит в район шхерного побережья Ладожского озера, для которого характерно распространение скальных сосняков и смешанных лесов (Абрамова, Козлова. 1957). Рельеф местности сильно пересечен. Характерно чередование вытянутых скалистых гряд-сельг с глубокими понижениями-ложбинами. В верхних частях сельг господствуют сосновые леса кустарничково-зеленомошные, вересковые и лишайниковые. По склонам сельг растут смешанные елово-мелколиственно-сосновые травяные леса, на более пологих склонах сохранились ельники зеленомошные, кисличные и отчасти дубравнотравные. В сильнообводненных оторфованных межсельговых понижениях преобладают низкобонитетные елово-сосново-березовые сфагновые леса и небольшие переходные травяно-осоково-сфагновые болота. Луга занимают озерные террасы, сложенные тяжелыми суглинками и ленточными глинами. Озерные террасы Северо-Западного Приладожья — бывшие днища Балтийского ледникового озера (10.3 тыс. л. н.), Анцилового озера (8.5 тыс. л. н.) и древней Ладоги (2.8—3.7 тыс. л. н.) . В Северном Приладожье бе-

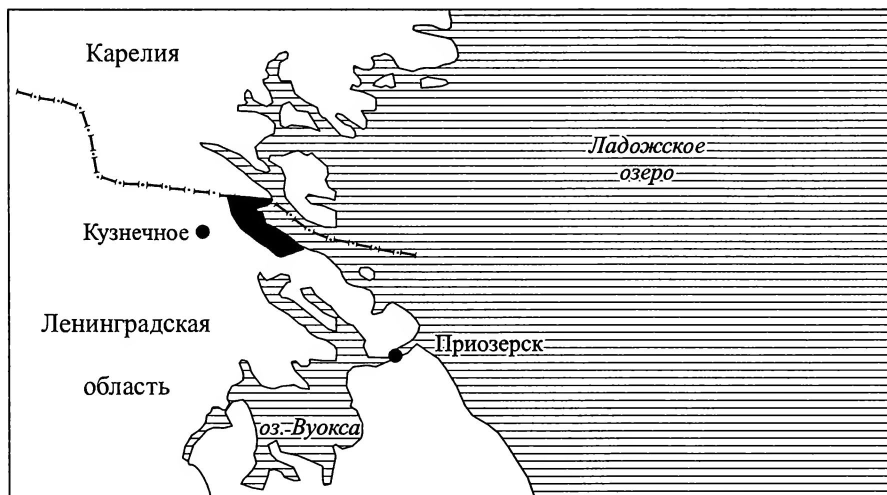


Рис. 1. Расположение района исследований.

рега двух последних трансгрессий установлены на абсолютных отметках 25 и 21 м соответственно (Кошечкин, Субетто, 2002). Перегнойно-торфянисто-глеевые почвы бывших озерных проливов и заливов являются наиболее плодородными, по запасам органического вещества близки к черноземам (Пономарева, 1954). На окультуренных террасах развиваются дерново-глеевые почвы, для которых характерен мощный (до 25 см) хорошо оструктуренный гумусовый горизонт (Горбовская и др., 1995).

Большинство луговых сообществ исследованной территории относятся к залежным или старосеяным лугам. По данным русских писцовых книг начала XVI в., в пределах Северо-Западного Приладожья были десятки малодворных деревень с пашнями (Исаченко, Резников, 1996). К концу XIX в. данная территория отличалась высокой степенью освоенности (Гузэль, 1998). Среди массивов гранитных сельг Балтийского кристаллического щита пригодными для возделывания землями были только озерные террасы и узкие лентообразные межсельговые ложбины на безвалунных глинах и суглинках. Это вело к созданию мелкоконтурной системы хуторского хозяйства. Плодородные глинистые озерные террасы были окультурены финнами в качестве сельскохозяйственных угодий. До 1940—1944 гг. террасы использовались как подсеваемые и удобряемые сенокосы, в меньшем количестве под пашни (Исаченко, Пенин, 1995). Впоследствии в советский период луга и пастбища были отданы во владение колхозам, частично были брошены. Сложившаяся в 1990-х годах неблагополучная ситуация в стране привела к тому, что резко снизилось поголовье крупного рогатого скота, а соответственно и число сенокосных и пахотных земель. Из сохранившихся сейчас сельскохозяйственных угодий далеко не все участки скашиваются ежегодно, естественное удобрение почв крупным рогатым скотом уменьшилось, как, впрочем, и вытаптывание лугов. Подсев злаковых и бобовых видов прекратился. Таким образом, воздействие на луговые ценозы в настоящее время стало минимальным. После сокращения планового использования угодий, но при сохранении кошения, старосеяные луга стали переходить в полидоминантные злаково-разнотравные сообщества.

Работ, посвященных луговой растительности Северо-Западного Приладожья, немного. В геоботаническом очерке А. А. Ниценко (1959) указывает, что луга

«обязаны своим происхождением человеку». Из описанных им луговых сообществ в условиях с умеренным увлажнением преобладают злаково-разнотравные с господством полевицы (*Agrostis tenius*[1]), в более увлажненных условиях — щучково-полевицевые и щучковые, а по тальвегам — таволговые луга. Для северной части Карельского перешейка в 1950-е годы отмечались хорошо сохранившиеся крупнозлаковые старосеяные луга с господством тимофеевки, луговой овсяницы, лисохвоста и ежи сборной, которые как по количеству, так и по качеству не уступали современным сеяным лугам (Козлова, 1959). Из сообществ, описанных в 1960-е годы для ботанико-кормового районирования, в Лесогорском р-не преобладали бобово-разнотравно-смешаннозлаковые старосеяные луга и разнотравно-смешаннозлаковые щучники, в меньшем количестве заболоченные крупнотравные крупноосочники и разнотравно-мелкозлаковые луга (Матвеева, Семенова-Тян-Шанская, 1960). В. Д. Лопатин (1971) для соседней территории Северного Приладожья описал 18 формаций луговых сообществ, включающих как естественные, так и сеяные сообщества. Также им разработана схема смен луговой растительности. В. П. Денисенков (1995) в работе о растительности учебно-научной станции С.-Петербургского государственного университета отмечал преобладание душистоколосковой и тонкополевичной формаций лугов. На бедных почвах им описаны красноовсянницевые и наземновейниковые луга, на увлажненных участках — щучковые луга, а по лесным опушкам — смешанно-разнотравные луга из герани лесной, сныти, дудника, бодяка разнолистного. Из старосеяных лугов отмечены лисохвостовые и смешанно-крупнозлаковые из ежи сборной, овсяницы луговой, мятлика лугового; по берегам заливов Ладожского озера — заболоченные осоковые луга из *Carex acuta*, *C. vesicaria* с участием гигрофитов (*Iris pseudacorus*, *Scirpus lacustris*, *Equisetum fluviatile*). По мнению В. П. Денисенкова, заболоченные осоковые луга-болота вдоль озер по своему происхождению можно отнести к естественным сообществам.

Материалы и методика

Материалы настоящей статьи являются частью проведенного автором геоботанического исследования и картографирования растительного покрова в период 1997—2004 гг.[2] Автором выполнено 44 описания луговых сообществ (30 маршрутных и 14 полных). Площадки (10 × 10 м) в луговых сообществах закладывались в наиболее типичных участках местности.

При картировании растительности применялась методика, описанная в работе С. А. Грибовой и Т. И. Исаченко (1972); также был учтен опыт зарубежных коллег (Küchler, 1967, 1973; Muller-Dombois, Ellenberg, 1974). При дешифрировании материалов дистанционного зондирования использовались отечественные методики (Бердянт и др., 2003; Лабутина, 2004). Для выявления всех ныне существующих луговых угодий были привлечены цветные спектрозональные аэрофотоснимки 2003 г., топографические карты м. 1 : 25 000. Не сохранившиеся в настоящее время контуры лугов были выделены по аэрофотоснимкам 1953 и 1987 гг., а также топографическим картам Финляндии м. 1 : 20 000 1931—1939 гг. Сравнение старых и новых картографических материалов проводилось методом наложения с помощью

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995), мхов — по М. С. Игнатову и Е. А. Игнатова (2003, 2004).

[2] В работе привлекались и более ранние материалы 1991—1996 гг., собранные сотрудником факультета географии и геоэкологии С.-Петербургского государственного университета Г. А. Исаченко.

ГИС-программ. С помощью проведенного историко-картографического анализа кроме крупных луговых угодий были выявлены и достаточно мелкие участки бывших и ныне еще сохранившихся лугов, установлены их границы. Сохранившиеся луга занимают 0.9 км², или 6 % от исследованной территории.

Составление карты растительности и разработка легенды подразумевает создание типологии растительных сообществ и установление иерархии выделенных единиц (тип растительности—формация—ассоциация). При выделении типов луговых сообществ автором применялся эколого-фитоценотический принцип. Типология была построена на основе разработанных и описанных в литературе классификационных единицах, был учтен опыт предыдущих исследователей лугов (Шенников, 1914, 1935; Самбук, 1931; Ниценко, 1955; Работнов, 1955, 1957; Сабардина, 1957; Раменская, 1958; Котелина, Хантимер, 1959; Эрингис, 1964; Матвеева, 1967; Василевич, Сырокомская, 1981; Василевич, 2006; Стром, 1995; Rosén, Borgegård, 1999, и др.).

Результаты и обсуждение

На исследованном ключевом участке представлены группы злаковых, разнотравных и осоковых луговых сообществ. Всего выделено 10 ассоциаций, относимых к 7 формациям. Выделенные единицы использованы при составлении легенды к карте растительности ключевого участка. Кроме того, учитывалось использование лугов в прошлом, которое до сих пор «читается» в их составе: участие в травостое видов крупных злаков и бобовых (старосеяные сенокосы), наличие сорно-рудеральных видов (относительно недавно заброшенные пашни), выровненность поверхности и оставшаяся сеть дренажных канав. Все луговые сообщества в зависимости от степени современного использования подразделяются на ежегодно и периодически используемые и неиспользуемые в настоящее время (рис. 2).

Первая группа лугов (ежегодно используемых) регулярно косится, местами используется под пастбища; в составе травостоя большое покрытие сеяных крупных злаков. Эти луга охватывают значительные площади (0.69 км², или 75 % от площади всех луговых сообществ) и занимают территории бывших заливов Ладоги поздне- и послеледникового времени. Большой размер угодий сказывается на флористическом составе лугов. Травостои этих крупноконтурных участков небогаты и представлены в основном типичными луговыми растениями с единичным участием опушечно-лесных видов. Вторая группа лугов (периодически используемые) косится раз в 2—3 года; старосеяные злаки сохранились в меньшем количестве.

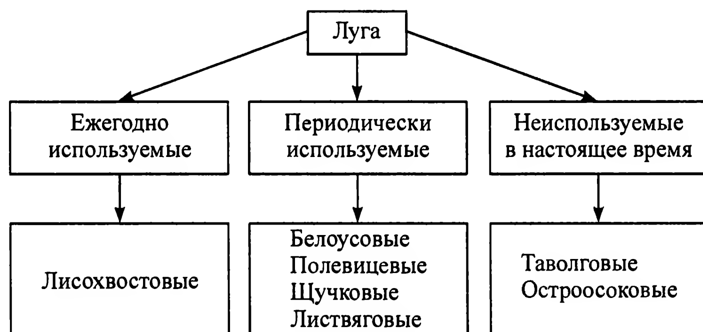


Рис. 2. Режимы использования лугов и основные формации луговых сообществ.

Многие из этих сообществ — бывшие пашни, перешедшие в настоящее время в залежные луга, — представляют собой хорошо сформированные травостои и стали сенокосами. Эти луга занимают сравнительно небольшие участки в межсельговых ложбинах и на террасах малых озер. Во всех этих мелкоконтурных сообществах, окруженных сельгами с лесной растительностью, отмечаются высокое обилие и большое разнообразие как луговых, так и опушечно-лесных травянистых видов. Также местами отмечаются кустарники и подрост мелколиственных деревьев. Использование третьей группы лугов в настоящее время прекращено. К ним относятся луга с формирующимся травостоем (относительно недавно заброшенные пашни) и заболачивающиеся луга с заплывшей дренажной сетью (старые финские сенокосы).

Характеристика лугов

Ежегодно используемые луга. Лисохвостовые луга в естественных условиях растут на достаточно хорошо увлажненных почвах в поймах рек. Давно было подмечено, что лисохвост обильно разрастается в окультуренной пойме, где давно хозяйничает человек (Самбук, 1931).

На исследованной территории лисохвостовые сообщества относятся к старосеяным лугам. Они наиболее хорошо сохранились и до сих пор ежегодно используются в качестве сенокосов (и отчасти как пастбища) в окр. д. Березово. Общее число видов в сообществах небольшое, оно варьирует от 16 до 26 (среднее — 21). Были описаны 2 ассоциации на обедненных почвах. К первой относятся душистоколосково-лисохвостовые луга (см. таблицу, оп. 9—11). Покрытие *Alopecurus pratensis* в них еще значительно, но сохраняется общая тенденция к смене его *Anthoxanthum odoratum*. Сеяные злаки (*Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Poa pratensis*) отмечаются в небольшом обилии. Бобовые (родов *Vicia* и *Trifolium*) также не часты. В одном из описаний отмечено высокое покрытие *Taraxacum officinale*, что, по мнению К. И. Эрингис (1964), является показателем снижения выпаса и даже при ежегодном кошении ведет к постепенному вырождению луга. Переход лисохвостников в душистоколосковые луга связан с истощением почвы (Ниценко, 1962).

Ко 2-й ассоциации относятся щучково-лисохвостовые луга (см. таблицу, оп. 12—14). В них увеличивается роль *Deschampsia cespitosa* и видов более влажных местообитаний: *Geum rivale*, *Angelica sylvestris*, *Filipendula ulmaria*. В одном из описаний отмечены высокое покрытие *Antriscus sylvestris* (30 %) и присутствие *Chamaenerion angustifolium*, *Cirsium arvense*, *Ranunculus repens*. Вероятно, участок использовался под пашню и был не так давно заброшен. *Circium arvense* может сохраняться на заброшенном участке до 8—10 лет, далее он гибнет или вытесняется другими более устойчивыми видами (Лебедева, 1988).

Лисохвост относится к группе растений, развивающихся на нейтральных почвах с pH 6.0—7.3 (Викторов, Ремезова, 1988), но присутствие таких видов, как щучка и душистый колосок, говорит о происходящем ухудшении плодородия и окислении почв. В обоих вариантах лисохвостовых сообществ отмечается значительное покрытие *Achillea millefolium* и *Ranunculus auricomus*, что также свидетельствует об уменьшении плодородия почв (Матвеева, 1967).

Периодически используемые луга. Многие луговые сообщества в Северо-Западном Приладожье занимают узкие межсельговые ложбины и террасы малых озер. В прошлом практически на всех участках для улучшения состава лугов подсевались злаки и бобовые, многие из которых отмечаются в луговых травостоях и теперь. С небольшим обилием среди сеяных крупных злаков сохранились *Phleum*

Луговые сообщества озерных террас Северо-Западного Приладожья

Группа формаций	Злаковые														Разнотравные											Осоко-вые	
Формация	белоусовые	полевицевые				щучковые			лисохвостовые						крупноразнотравные (листвяговые)										таволговые	остроосоковые	
Ассоциация и варианты ассоциаций	красноовсяннице-во-белоусовые	манжетково-по-левицевые		щучково-поле-вицевые		манжетково-щуч-ковые			душистоколоско-во-лисохвостовые			щучково-лисо-хвостовые			ежово-листвя-говые		многозлаково-листвяговые								щучково-тавол-говые	остроосоковые	константность
Проективное покрытие, %:																											
травяного яруса	65	90	98	98	95	100	85	95	95	90	100	100	98	100	95	100	100	95	100	85	98	98	100	95	90	60	
мхов	7	45	15	7	20	5	25	85		70					30			12	5	40	60	35	75	1			
Число видов травяного яруса	58	40	40	40	42	44	50	35	26	24	16	19	17	24	28	20	30	43	42	35	44	45	38	46	15	10	
Номер описания	1	2*	3*	4*	5*	6*	7*	8*	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18*	19*	20	21*	22*	23*	24	25	26	
Травяной ярус																											
Festuca rubra	15																										I
Nardus stricta	15																										I
Agrostis tenuis	+	15	40	20	50	5	5	7			10					10	3	5	10		5	5	5	5	3		IV
Deschampsia cespitosa	+	10	7	20	45	25	30	50	8		10	25	20	12	5	6	10	5	3	10	5	7	3	10	15		V
Alopecurus pratensis	+	+			+				20	20	20	20	30	70	2		3			7		+	+	3		10	IV
Anthoxanthum odoratum	+	3	1	1	2		+	1	12	20	25	+			12		1	5	3	10	5	2	1	+			IV
Dactylis glomerata	+		3	+		5	+	5	7	5			3		10	20	+	1	5	7	5	3	7	5	7		IV
Festuca pratensis	3	1	10	3	+	7	5		1				2					5	7		2	2		2			III
Phleum pratense	+	1	2	2	7	5	10									1	1	7	7		2	3	7				III
Poa pratensis	+	+						1	10			5	10				3	10		7							II
Avenella flexuosa														+	3		10			3							I

Calamagrostis arundinacea	+									+							5							+			I
Trifolium medium	3	10	5	40	5	30	15	+	2	1	1				4	15	35	50	50		5	25	20	15			IV
T. pratense	+	5	5		+		+	7	2	1				2					5		5	10		+			III
T. repens	+	+	2	5			+	5	3		5						+	25	5	+	+	5		+			III
Alchemilla acutiloba	15	20	30	25	5	30	30	45	5	2	20	5	10	4	50	12	10	30	5	5	25	35	40	30			V
Geranium sylvaticum	5	+	3	+	+	5	3			1				7	10	10	7		3	10	50	25	45	3			IV
Filipendula ulmaria	1	2	2	2	+	3	2							8		15		1	+		3	2	45	25	30	10	IV
Centaurea phrygia	7	5	3	5	3	7	5	3	2	5						10	8	5	5	20	10	7	5	10	7		IV
C. jacea		+	+			3		+	3	5			2	7	5	5		5	+	15	+		+				III
Angelica sylvestris	+	+		5	5	1	+	5		2		+	5	2	+					1			5	5		5	IV
Geum rivale	7	+	+	2	+	2	3	+	5	+			10	10	4	5	5	2		+	+		+	5	5		V
Potentilla erecta	7	2	+	1	30		2	5							+	+		2	5	1				3			III
Trollius europaeus	2	+					+							2	2		10			20							II
Melampyrum nemorosum				1			1													3	+			25			I
Anthriscus sylvestris	3	+	+	+		5	+		3	+	3	30	5	10		+	3		+	+	+	+	2	+	3		V
Cirsium heterophyllum	5	+			+		3					+					3	+	+	7		+		7	20		III
C. arvense												2	+	+											10		I
Ranunculus repens				1			5					3										2			5		I
Tussilago farfara																									15		I
Chamaenerion angustifolium					+							10													3		I
Carex acuta																										30	I
C. rostrata																										10	I
Galium palustre																										+	I
Lysimachia vulgaris	+		+				1		+				+										+	7		5	II
Taraxacum officinale	1	+	1	1		5	5	1	2	1	10	2	5	+	+		1	5	2	2	+	2	1		5		V
Achillea millefolium	5	10	1	5	+	5	25		15	5	12	5	6	10	3	2		5	5	13	5	5	10	3	5		V
Ranunculus auricomus	5	+	1	5	3		10	+	10	10	10	10		5	15		8		5	10	+	2		+			IV
Veronica chamaedrys	5	+	1	1	2	2	+	2	2	+	5	+		+	1	+	1	3	2	+	2	+	1				V
Vicia sepium	1		+	+	2	1		1	+	3	2			+	1	1	2	2	3		+	+	1	+	+		IV
V. cracca	+	5	5	5	5	5	1	1	2	2	2						+	5	7	+	1	1		2			IV
Rumes asetosa	+		1	2	2		1	2	4	2	3	+			+		4		+	5	1	+	1	+			IV
Lathyrus pratensis	5	+	2	5	1	2	3	2	3	3					+			1	1	+	1	1	2	3			IV
Luzula multiflora	+	3	2		1		2	5	2	+					2				2	1	1	+		+			III
Ranunculus polyanthemos						2	3		3		5			5	3		2		+	5	+						II

Продолжение таблицы

Группа формаций	Злаковые														Разнотравные										Осоковые	
Формация	белоусовые	полевицевые				щучковые			лисохвостовые						крупноразнотравные (листвяговые)										таволговые	остроосоковые	
Ассоциация и варианты ассоциаций	красноовсяннице-во-белоусовые	манжетково-полевицевые		щучково-полевицевые		манжетково-щучковые			душистоколоско-во-лисохвостовые			щучково-лисохвостовые			ежово-листвяговые		многозлаково-листвяговые								щучково-таволговые	остроосоковые	константность
Проективное покрытие, %:																											
травяного яруса	65	90	98	98	95	100	85	95	95	90	100	100	98	100	95	100	100	95	100	85	98	98	100	95	90	60	
мхов	7	45	15	7	20	5	25	85		70					30			12	5	40	60	35	75	1			
Число видов травяного яруса	58	40	40	40	42	44	50	35	26	24	16	19	17	24	28	20	30	43	42	35	44	45	38	46	15	10	
Номер описания	1	2*	3*	4*	5*	6*	7*	8*	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18*	19*	20	21*	22*	23*	24	25	26	
Galium boreale	5	2	2	1	+	2	5								2		+	1		6	+	+	2	+			III
Hypericum maculatum	2	2	+	+	1	5	2	1				8				2	3		1	+		+		+			III
Leucanthemum vulgare	2	+	1	+		2	+	3										1	1	+	1	1	4	+			III
Ranunculus acris	5	2	1		5	5		1		2			4					1	2		+	5	5			+	III
Stellaria graminea		1	1	+	+	1	+	1								2		5	1		+	1	+	1			III
Aegopodium podagraria	3			5	+	5	+		4				5				5		+		+	+	5			+	III
Galium album	3		+	1		5				+					+	2	+	1	2		5	+	+				III
Leontodon hispidus	2	10			+	2	+	3							3			2	2		5	5	+				III
Carex pallescens	+	+		+	+		5	5										5	+		+	2	+	1			III
Galium uliginosum	+	1	2	+	5		+	5											+			2	1	+			III
Prunella vulgaris			+	+	+	1		1										2	2		1	1	+	+			III
Campanula patula		1	1	+	+			1								+			1		1	1	1				II
Equisetum sylvaticum	+				3			5				+					+	+			5	1	5				II
E. arvense			1	+			1							+				+	+	+				1		1	II

Campanula glomerata	1	+				1	+														+	+	+				II
Leontodon autumnalis	2		3			3	+											5	2					+			II
Campanula rotundifolia	+			+		1	+								1			1									II
Cerastium holosteoides	+				+	1	+											1						+			II
Coccyganthe flos-cuculi	+				+			2												+		2		+			II
Dianthus deltoides		1	+		+	+															+	+					II
Hieracium umbellatum	+						+	+												+		+	+				II
Juncus effusus	+				5													1		+	+	1					II
Succisa pratensis	+			+		1	+							+										3			II
Equisetum pratense	+			1		1																+	+				I
Pimpinella saxifraga	+					2	+											5			+						I
Viola canina	+						+								1					+	+						I
Campanula persicifolia	+																			+				+			I
Carex leporina					+			1																1			I
Ptarmica vulgaris						2												+	+								I
Carex nigra	2																							+			I
Elytrigia repens						2													+								I
Euphrasia parviflora						1												1									I
Juncus filiformis																		1						+			I
Poa annua																		2						+			I
Мхи																											
Climacium dendroides		5	3		5		5								2					3							II
Rhytidiadelphus squarrosus			10				20								25					30		10					I
Dicranum sp.	+																				20						I
Rhodobryum roseum																							15	+			I
Thuidium recognitum	6			3											3					5							I
Scyurohypnum oedipodium				+		5				70																	I
Другие зеленые мхи	+	40	2	1	15			85										12	5	2	40	25	60	+			III

Примечание. * — отмечены описания, сделанные Г. А. Исаченко. Арабские цифры — проективное покрытие видов в %; знаком «+» отмечены виды с проективным покрытием менее 1 %. Римские цифры — показатели константности видов (V — вид встречен в 80—100 % описаний; IV — 60—80 %; III — 40—60 %; II — 20—40 %; I — 0—20 %). Виды подроста и кустарников: *Alnus incana* (1/1; 4/1; 5/7; 23), *Betula pendula* (1/+; 16/+; 24/+; 25/1), *Picea abies* (1/+; 26/2), *Pinus sylvesris* (1/10gr; 16/+; 25/1), *Populus tremula* (6/12; 21/1), *Salix caprea* (5/5; 13/+), *Salix myrsinifolia* (25/2), *Salix phylicifolia* (5/1; 8/+; 24/5; 25/2). Виды травяного яруса, встреченные в одном описании: *Artemisia vulgaris* (23/+), *Barbarea vulgaris* (6/+), *Galeopsis bifida* (13/+), *G. speciosa* (2/+), *Heracleum sibiricum* (22/3), *Knautia arvensis* (5/3), *Phragmites australis* (14/1), *Plantago major* (11/7), *Poa palustris* (16/+), *Ranunculus cassubicus* (22/3), *R. fallax* (17/1), *Rumex crispus* (24/+), *Scrophularia nodosa* (3/+), *Solidago virgaurea* (5/1), *Trifolium hybridum* (9/+), *Urtica dioica* (22/2), *Veronica longifolia* (4/+), *Veronica officinalis* (6/+), *Aulacomnium palustre* (1/+), *Mnium* sp. (7/+).

pratensis, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Alopecurus pratensis*, *Poa pratensis*. Бобовое разнотравье представлено *Trifolium pratense*, *T. repens*, *T. medium*, *Vicia sepium*, *V. cracca*, *Lathyrus pratensis*. Окультуренные в прошлом крупнозлаковые луга постепенно переходят в полидоминантные разнотравно-злаковые сообщества. Об этом свидетельствует богатый флористический состав (общее количество от 20 до 58 видов; среднее количество 40 видов) со значительным участием типично луговых, а также лугово-болотных и опушечно-лесных видов. Сохранившиеся мелкоконтурные угодья сейчас используются как сенокосные луга, часть из них представляет собой залежи, часть — окультуренные сенокосы и пастбища. К залежному типу лугов относятся полевицевые (Сабардина, 1957; Раменская, 1958; Матвеева, 1967) и постепенно сменяющие их полевицево-щучковые и щучковые. К окультуренным в прошлом сенокосам можно отнести красноовсяннице-белоусовые, ежово- и многозлаково-листвяговые.

Белоусовые луга некоторые исследователи относят к пустошным лугам (Шенников, 1935; Сабардина, 1957). *Nardus stricta* — типичный мезопсихрофит (Матвеева, 1967). Ксероморфность и олиготрофность, свойственные белоусу, характеризуют белоусовые луга как наименее требовательные к условиям местопроизрастания и способные занимать различные почвенные субстраты: песчаные, супесчаные, суглинистые и даже торфянистые (Раменская, 1958; Матвеева, 1967; Петручук, 1969). Как отмечала Е. А. Буш (1937), белоусовые луга разрастаются в результате усиленного выпаса, а после прекращения пастьбы сменяются более высокопродуктивными лугами. В. Д. Лопатин (1971) отмечал, что белоусовые луга в Северном Приладожье встречаются редко, хотя Ю. Д. Цинзерлингом (1934) указывалось распространение белоусников до Южной Карелии.

В пределах ключевого участка типичных белоусовых лугов, в том числе пустошных, не отмечено. Описанный нами красноовсяницево-белоусовый луг (см. таблицу, оп. 1) находится на начальной стадии зарастания лесом. Начиная с середины 1990-х годов сенокошение на лугу стало нерегулярным, о чем свидетельствует изрядно разросшийся 7-летний подрост *Pinus sylvestris* (местами до 10 %); менее обильны *Alnus incana*, *Betula pendula*, *Picea abies*. Луг в прошлом использовался одновременно как пастбище и сенокос и подсевался крупными злаками, которые единично отмечаются и сейчас: *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Alopecurus pratensis*, *Poa pratensis*, *Phleum pratensis*. Группа бобовых также хорошо представлена видами родов *Trifolium* и *Vicia*, *Lathyrus pratensis*. Доминирующие злаки *Nardus stricta* и *Festuca rubra* имеют равное покрытие (по 15 %). На лугу кроме типичных мезофитов (*Alchemilla vulgaris*, *Lathyrus pratensis*, *Galium boreale*, *Potentilla erecta*, *Centaurea phrygia*) присутствуют как психромезофиты (*Anthoxanthum odoratum*, *Achillea millefolium*, *Pimpinella saxifraga*), так и гигромезофиты (*Deschampsia cespitosa*, *Geranium sylvaticum*, *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Cirsium heterophyllum*, *Trollius europaeus*). Столь высокое видовое богатство травостоя (58 видов) объясняется, по-видимому, хорошим увлажнением и богатыми дерново-слабоподзолистыми суглинистыми почвами. Моховой покров слабо развит и представлен *Thuidium recognitum*. Сходные по составу разнотравно-белоусовые сообщества отмечены в Белоруссии (Петручук, 1969). Е. П. Матвеева (1967) выделила 7 ассоциаций белоусовых лугов, в том числе белоусники разнотравные. На гривах в пойме р. Мологи Т. Г. Абрамовой (1959) описана ассоциация белоусников красноовсянницевых со значительной примесью разнотравья, которую она относит к группе временно-избыточно-увлажненных.

Полевицевые луга характеризуются преобладанием *Agrostis tenuis* (=*A. capillaris* auct., *A. vulgaris* With.). На окультуренных глинистых озерных террасах в

окрестностях оз. Суури (Волковское) были описаны манжетково (*Alchemilla acutiloba*)-полевицевые луга (см. таблицу, оп. 2, 3). В составе травостоя еще отмечаются сеяные злаки *Festuca pratensis, Dactylis glomerata*, *Phleum pratense* и бобовые *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Vicia cracca*. В одном из описаний с большим обилием отмечен *Trifolium medium*. Из разнотравья обычны *Luzula multiflora*, *Centaurea phrygia*. Отмечаются мхи: *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Climacium dendroides*, *Thuidium recognitum*. Полевицевые луга ключевого участка наиболее близки к выделенным карельскими исследователями ассоциациям: Agrostetum vulgaris graminoso-herbosum (Раменская, 1958), Agrostetum tenuis mixtoherbosum и Agrostetum tenuis mixtoherboso-deshampsiosum (Лопатин, 1971). Для Латвии описана формация Agrostideta capillaris с участием *Festuca ovina*, *Antennaria dioica*, *Hieracium pilosella* (Сабардина, 1957), этот более сухой вариант относится к пустошным лугам; для ключевого участка Северо-Западного Приладожья подобных лугов не отмечено.

На исследованной территории встречаются полевицевые луга с содоминированием *Deschampsia cespitosa*. Разрастаясь, щучка со временем образует переходную стадию от полевицевых к щучковым — щучково-полевицевые луга (см. таблицу, оп. 4, 5). Здесь эти злаки произрастают с равным покрытием. С небольшим обилием встречаются сеяные злаки *Phleum pratense, Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*. Из разнотравья отмечаются мезофиты *Vicia cracca*, *Potentilla erecta*, *Centaurea phrygia*, *Trifolium medium*, *Ranunculus acris*, *Alchemilla acutiloba* и гигромезофиты *Galium uliginosum*, *Equisetum sylvaticum*, *Juncus effusus*. Сообщества, сходные по флористическому составу, описаны в литературе как обыкновеннополевичники (Номоконов, 1951). На относительно сухих лугах А. В. Стром (1995) описала ассоциацию Agrostis tenuis—Deschampsietum с более разнообразным флористическим составом из психромезофитов *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Potentilla erecta* и мезофитов *Phleum pratense*, *Vicia cracca*, *Centaurea jacea*, *Festuca pratensis*.

Многие авторы считают щучково-полевицевые луга наименее устойчивыми сообществами, сменяющимися затем щучковыми лугами (Раменская, 1958; Ниценко, 1962; Лопатин, 1971).

Щучковые луга обычно подразделяются на сырые и умеренно увлажненные (Ниценко, 1959). Естественные щучковые луга связаны с бедными, сыроватыми почвами, а вторичные развиваются в более сухих местообитаниях (Ниценко, 1955).

На ключевом участке на умеренно увлажненных почвах описаны манжетково (*Alchemilla acutiloba*)-щучковые сообщества (см. таблицу, оп. 6—8). Щучка формирует крупные кочки, что значительно затрудняет сенокошение. В составе травостоя с небольшим покрытием еще сохранились сеяные злаки *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense* и бобовые *Trifolium medium*, *Lathyrus pratensis*. Полевица отмечается со значительно меньшим покрытием. Из разнотравья постоянны *Lathyrus pratensis*, *Centaurea phrygia*, *Hypericum maculatum*, *Leontodon hispidus*, местами отмечаются *Succisa pratensis*, *Ranunculus polyanthemos*. Местами разрастаются мхи *Climacium dendroides*, *Rhytidiadelphus squarrosus*. Описанные Л. И. Номоконовым (1951) щучковые луга, так же как и щучковые луга нашего ключевого участка, содержат ряд лесных, луговых и сорно-полевых травянистых видов, также в них часто обильны мхи *Climacium dendroides*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Thuidium recognitum*. Для Северного Приладожья В. Д. Лопатин (1971) описал ассоциацию Deschampsietum caespitosae agrostiosum vulgaris. Щучники обыкновеннополевицевые отмечены для лугов поймы р. Вычегды (Котелина, Хантимер, 1959). Т. Г. Абрамова (1959) описала щучники разнотравно-полевицевые с обилием манжетки и клеверов ползучего и лугового.

Крупноразнотравные (листвяговые) луга были описаны А. П. Шенниковым (1914) как луга с преобладанием широколиственного разнотравья, им же в 1935 г. описана крупноразнотравная формация (Magnoherbeta). Ф. Б. Баландин (1929) относил подобные луга к лесным сенокосам с обилием в травостое крупнолистного разнотравья: *Alchemilla vulgarus*, *Geum rivale*, *Polygonum bistorta*, *Prunella vulgaris*, *Trollius europaeus* и др. Подобные луга под названием «временное разнотравье лесных опушек» были описаны в отчете Г. И. Ануфриева (1926) для бассейна р. Оломны; среди наиболее распространенных видов им отмечены: *Alchemilla vulgaris*, *Trollius europaeus*, *Melampyrum nemorosum*, *Geranium sylvaticum*, *Geum rivale*, *Veronica chamaedrys* и др. В более поздних работах листвяговые луга практически не упоминаются. В. Д. Лопатин (1971) для Северного Приладожья описал 2 типа крупнотравных лугов с преобладанием *Centaurea phrygia* и с господством *Antriscus sylvestris*, *Aegopodium podagraria*, *Chamaenerion angustifolium*. В. И. Василевичем (2006) проведен анализ листвягов Северо-Запада и сравнение их с европейскими лугами.

В пределах исследованного участка листвяговые луга обычно приурочены к узким участкам пологонаклоненных глинистых террас, располагающихся вблизи сельговых склонов. Обильный весенний сток вод и слабопроницаемые глинистые почвы создают условия с временно избыточным застойным увлажнением, в летнее время почвы «просыхают». Таким образом, переменное сезонное увлажнение способствует увеличению богатства травостоя: здесь отмечается как мезофитное, так и гигромезофитное разнотравье. Были описаны 2 ассоциации: ежово-листвяговая и многозлаково-листвяговая.

Ежово-листвяговые (см. таблицу, оп. 15, 16) луга отмечены на небольших участках сохранившихся угодий, вокруг которых уже сформировались сероольховые крупнотравные мелколесья. В качестве примеси ежа встречается во многих сообществах старосеяных лугов (Ниценко, 1955; Матвеева, Семенова-Тян-Шанская, 1960; Матвеева, 1967; Лопатин, 1971). Из злаков обильна ежа (*Dactylis glomerata*), из разнотравья — *Geranium sylvaticum*, *Filipendula ulmaria*, *Centaurea phrygia*, *Geum rivale*. Внутри ассоциации выделен вариант с высоким покрытием *Alchemilla acutiloba*. На плодородных почвах межсельговых понижений Северного Приладожья приводится асс. Dactyletum graminoso-mixtoherbosum (Лопатин, 1971), близкая к ежово-листвяговым лугам ключевого участка.

Многозлаково-листвяговые (см. таблицу, оп. 17—24) луга относятся к подсеваемым в прошлом сенокосам. Из крупных сеяных злаков здесь с большим обилием сохранились *Alopecurus pratensis*, *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*. Также обычны *Agrostis tenuis* и *Deschampsia cespitosa*, местами отмечается *Avenella flexuosa*. Широко представлены виды крупнолистного разнотравья: *Alchemilla acutiloba*, *Centaurea phrygia*, *Geranium sylvaticum*, *Geum rivale*, *Melampyrum nemorosum*, *Trollius europaeus*, *Filipendula ulmaria*, *Cirsium heterophyllum*. Другие виды разнотравья достаточно постоянны, но менее обильны. Общее количество видов насчитывает от 30 до 46, среднее — 40 видов. Из мхов встречаются *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Rhodobrium roseum*, *Thuidium recognitum*. В межсельговых ложбинах был описан вариант многозлаково-листвягового луга с *Trifolium medium* (см. таблицу, оп. 17—19). Клевер средний считается опушечно-лесным видом; такое его высокое обилие, вероятнее всего, носит временный характер.

Листвяговые луга Северо-Западного Приладожья наиболее близки к описанной в Европе асс. Polygono bistortae—Trollietum europaeae (Василевич, 2006); отличаются от нее тем, что в листвягах ключевого участка высоко обилие и постоянство *Alchemilla acutiloba*, *Geranium sylvaticum*, но отсутствует *Polygonum bistorta*.

Неиспользуемые в настоящее время луга. В эту группу были отнесены 2 типа луговых сообществ. Эти луга в настоящее время не представляют ценности ввиду бедности и плохого качества травостоя.

Таволговые луга относятся к асс. Filipenduletum ulmariae, которая подразделяется на 2 субассоциации: 1) со значительным участием мезофитов — Filipenduletum ulmariae equisetosum pratensis; 2) с большой долей гигрофитов — Filipenduletum ulmariae juncetosum filiformis (Василевич, Беляев, 2005).

В пределах ключевого участка сырых таволговых лугов практически не сохранилось, так как они были заброшены достаточно давно и уже перешли в кустарниково-мелколесную стадию. *Filipendula ulmaria* растет узкими полосками по ложбинам-стока (тальвегам) и берегам озер. Автором был описан мезофитный вариант щучково-таволговолгового луга с сорнотравьем (см. таблицу, оп. 25), который является молодой залежью. Об этом свидетельствуют обильно разросшиеся здесь сорно-рудеральные и пионерные виды: *Cirsium arvense*, *C. heterophyllum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Ranunculus repens*, *Tussilago farfara*. Из злаков кроме щучки также отмечаются ежа и полевица. Разнотравье представлено *Geum rivale*, *Centaurea phrygia*, *Achillea millefolium*, *Vicia sepium*.

Остроосоковые луга в естественных условиях приурочены к сырым берегам озер (Номоконов, 1951; Сабардина, 1957; Раменская, 1958; Котелина, Хантимер, 1959). Остроосоковые луга, используемые в качестве сенокосов, произрастают на более влажных участках, чем таволговые луга (Rosén, Borgegård, 1999).

На исследованной территории остроосоковые луга встречены в условиях избыточно переувлажненных межсельговых глинистых ложбин. В прошлом эти участки были осушены с помощью канав и использовались как сенокосы. Из сеяных злаков сохранился лисохвост, как наиболее устойчивый к периодически застойному увлажнению. Подобных лугов в настоящее время практически не сохранилось, так как сейчас дренажная система канав не действует, что привело к сильному обводнению этих участков и их заболачиванию. В этих местообитаниях теперь разрослись сырые мелколесья и ивняки. Среди массива елового леса в узкой межсельговой ложбине был найден участок заброшенного остроосокового луга, к которому с одной стороны подступает ельник чернично-зеленомошный, а с другой — сероольховое таволговое мелколесье. В травяном покрове кроме *Carex acuta* представлены и другие виды сырых местообитаний: *Carex rostrata*, *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Galium palustre*. Сохранилась группа мезофитов *Alopecurus pratensis*, *Angelica sylvestris*, *Ranunculus acris*, *Equisetum arvense*, *Aegopodium podagraria*. Среди среднесомкнутого травяного покрова появился редкий молодой подрост *Picea abies*. Вероятно, со временем этот луг восстановится до влажнотравного елового леса.

А. В. Стром (1995) описала остроосочники с участием в травостое таких видов, как *Galium palustre*, *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Comarum palustre*, *Carex rostrata*, *C. vesicaria*, *Calamagrostis neglecta*, *Equisetum fluviatile*. На территории ключевого участка сообщества со сходным набором видов изредка встречаются узкими полосками по берегам малых озер. Скорее всего, такие сообщества относятся к переходным вариантам между осоковыми лугами и низинными осоковыми болотами.

Заключение

В Северо-Западном Приладожье луга занимают территории, которые в прошлом являлись бывшими заливами Ладоги (поздне- и послеледникового времени), а также участки в узких лентообразных межсельговых ложбинах и на террасах ма-

лых озер. Здесь сформировались довольно богатые почвы на суглинках и глинах и ранее произрастали влажнотравные леса. После сведения лесов эти земли были окультурены (осушены с помощью дренажных канав и т. д.) и использовались в качестве пашен, сенокосов и пастбищ.

Луга Северо-Западного Приладожья представлены лисохвостовыми, белоусовыми, полевицевыми, шучковыми, крупноразнотравными (листвяговыми), таволговыми и остроосоковыми сообществами. Для лугов ключевого участка отмечено 97 видов травянистых растений. Наиболее постоянными в составе сообществ (выше 75 % описаний) оказались *Anthoxanthum odoratum*, *Dactylis glomerata*, *Deschampsia cespitosa*, *Achillea millefolium*, *Alchemilla acutiloba*, *Anthriscus sylvestris*, *Centaurea phrygia*, *Geum rivale*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium medium*. Также довольно часто встречаются (в 50—75 % описаний) *Agrostis tenuis*, *Alopecurus pratensis*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Vicia cracca*, *V. sepium*, *Aegopodium podagraria*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium sylvaticum*.

Луговые сообщества Северо-Западного Приладожья на современном этапе слабо используются в сельском хозяйстве. Из подсеваемых ранее видов значительная роль в сообществах сохранилась только за лисохвостом, остальные сеяные виды играют уже меньшую роль в формировании луговых ценозов и постепенно сменяются видами, менее требовательными к богатству почв: *Deschampsia cespitosa*, *Anthoxanthum odoratum*, *Ranunculus auricomus*, *Centaurea jacea*, *C. phrygia*, *Achillea millefolium*. На некоторых лугах наблюдается замоховение (*Rhytidiadelphus squarrosus*, *Brachytecium oedipodium* и др.), что свидетельствует об уменьшении плодородия верхнего почвенного слоя.

Величина угодий сказывается на составе травостоев. На крупноконтурных участках встречаются преимущественно типичные луговые растения: *Achillea millefolium*, *Rumex acetosa*, *Vicia cracca*, *Ranunculus auricomus*. В мелкоконтурных сообществах, окруженных сельгами с лесной растительностью, присутствуют как луговые, так и опушечно-лесные травянистые виды: *Potentilla erecta*, *Geranium sylvaticum*, *Melampyrum nemorosum*, *Equisetum sylvaticum*, *Viola canina*, *Galium boreale*. На исследованной территории существуют луга, которые в данный момент не используются. Среди них относительно недавно заброшенные пашни с обилием сорнотравных видов (*Cirsium arvense*, *Ranunculus repens*, *Tussilago farfara* и др.), находящиеся еще в стадии формирования травостоя, а также участки лугов, зарастающих деревьями и кустарниками. Последние расположены на отдаленных старых финских угодьях, в настоящее время труднодоступных из-за нарушения дренажной сети и заболачивания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Т. Г., *Козлова Г. И.* Геоботанические районы Северного Приладожья и Карельского перешейка // Вестн. ЛГУ. Сер. геол. и геогр. 1957. Вып. 4. № 24. С. 152—170.

Абрамова Т. Г. Луга западных районов Вологодской области // Вестн. ЛГУ. Сер. геол. и геогр. 1959. № 12. С. 78—91.

Ануфриев Г. И. Общие задачи, программа и методы геоботанических исследований Отдела Изысканий Волховского строительства // Матер. по исследованию реки Волхова и его бассейна. Л., 1926. Вып. 9.

Баландин Ф. В. Сенокосы Ленинградской области и Карелии // Изв. по сельскохоз. опыт. делу Ленингр. обл. 1929. № 10. С. 26—152.

Берлянт А. М., *Востокова А. В.*, *Кравцова В. И.* и др. Картоведение: Учебник для вузов / Под ред. А. М. Берлянта. М., 2003. 477 с.

Буш Е. А. О белоусе и белоусниках // Сов. ботаника. 1937. № 2. С. 64—74.

Василевич В. И. Влажные разнотравные луга Северо-Запада Европейской России // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 9. С. 1313—1328.

Василевич В. И., Сырокомская И. В. Опыт флористической классификации суходольных лугов Северо-Запада европейской части СССР // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 10. С. 1399—1406.

Василевич В. И., Беляев Е. А. Таволговые луга Северо-Запада Европейской России // Бот. журн. 2005. Т. 82. № 12. С. 1801—1813.

Викторов С. В., Ремезова Г. Л. Индикационная геоботаника. М., 1988. 168 с.

Денисенков В. П. Современное состояние растительности Приладожской учебно-научной станции // Длительные изменения и современное состояние ландшафтов Приладожья. СПб., 1995. С. 27—35.

Горбовская А. Д., Гагарина Э. И., Исаченко Г. А. Почвы сельгово-ложбинного ландшафта: морфология, химический состав, биотическая активность // Длительные изменения и современное состояние ландшафтов Приладожья. СПб., 1995. С. 59—65.

Грибова С. А., Исаченко Т. И. Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Л., 1972. Т. 4. С. 137—330.

Гузэль Н. И. Ландшафтный анализ изменения сельскохозяйственной освоенности Карельского перешейка // Вестн. СПбГУ. 1998. Сер. 7. Геол., геогр. Вып. 2. № 14. С. 102—106.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части Европейской России. М., 2003—2004. Т. 1, 2. 944 с.

Исаченко Г. А., Пенин Р. Л. Динамика ландшафта за 40 лет. Эколого-флористический анализ // Длительные изменения и современное состояние ландшафтов Приладожья. СПб., 1995. С. 36—48.

Исаченко Г. А., Резников А. И. Динамика ландшафтов тайги Северо-Запада Европейской России. СПб., 1996. 166 с.

Исаченко Г. А., Резников А. И. Ландшафтная карта Карельского перешейка. Масштаб 1 : 500 000 // Природная среда побережья и акватории Финского залива (район порта «Приморск»). СПб., 2003 (карта-вкл.).

Козлова Г. И. Растительность Лесогорского района Ленинградской области в связи с созданием культурных долголетников // Сб. «Северо-Запад европейской части СССР». ЛГУ. Л., 1959. Вып. 1. С. 62—88.

Котелина Н. С., Хантимер И. С. Луга Коми АССР. М.; Л., 1959. 266 с.

Кошечкин Б. И., Субетто Д. А. Этапы развития Ладожского озера в поздне- и послеледниковый период // Ладожское озеро. Атлас. Науч. изд. РАН (Ин-т озероведения РАН, Гидрограф. служба ВМФ). СПб., 2002. 128 с.

Красная книга природы Ленинградской области. Особо охраняемые природные территории. СПб., 1999. Т. 1. 352 с.

Лабутина И. А. Дешифрирование аэрокосмических снимков. М., 2004. 184 с.

Лебедева Т. М. Индикация возрастных стадий сеяных лугов по флористическому составу // Вестн. МГУ. М., 1988. Сер. 5. География. 25 с. Деп. в ВИНИТИ.

Лопатин В. Д. Краткий очерк луговой растительности Северного Приладожья // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск, 1971. С. 20—59.

Матвеева Е. П. Луга Советской Прибалтики. Л., 1967. 335 с.

Матвеева Е. П., Семенова-Тян-Шанская А. М. Ботанико-кормовая характеристика природных районов Ленинградской области // Тр. БИН АН СССР. Л., 1960. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 12. С. 7—60.

Ниценко А. А. Луга Ленинградской области и меры их улучшения // Вестн. ЛГУ. 1955. № 10. С. 3—14.

Ниценко А. А. Геоботанический очерк территории Ладожской станции Ленинградского университета // Очерки растительности Ленинградской области. Л., 1959. С. 111—135.

Ниценко А. А. Наблюдения над изменениями травяного покрова лугов и луговых полян в разные годы // Вестн. ЛГУ. 1962. № 3. С. 17—31.

Номоконов Л. И. Луговая растительность Валдайского района // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. 1951. Вып. 30. № 143. С. 176—219.

Петручук Н. И. О белоусниках Белоруссии // Ботаника. Исследования. Минск, 1969. Вып. 11. С. 158—162.

Пономарева В. В. К характеристике гумусового состояния пахотных почв Карельского перешейка // Почвоведение. 1954. № 9. С. 12—21.

Работнов Т. А. Разногодичная изменчивость лугов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. М., 1955. Т. 60. Вып. 3. С. 9—30.

Работнов Т. А. Основные виды изменчивости луговой растительности // Бюлл. МОИП. Отд. биол. М., 1957. Т. 62. Вып. 5. С. 93—103.

Раменская М. Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск, 1958. 400 с.

Сабардина Г. С. Луговая растительность Латвийской ССР. Л., 1957. 304 с.

Самбук Ф. В. Основные типы лугов в пойме Средней Печоры. Л., 1931. 145 с.

Стром А. В. Классификация остроосоковых и дернистощучковых лугов Северо-Запада европейской части России // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 4. С. 77—83.

Топографическая карта Финляндии. Масштаб 1 : 20 000. Хельсинки (листы: Kaarlahti, 1931; Pukinniemi, 1939). 1931—1940.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР // Тр. Геоморф. ин-та. Сер. физ.-геогр. М., 1934. Вып. 4. 378 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шенников А. П. Материковые и озерные луга Олонецкой губернии. СПб., 1914.

Шенников А. П. Принципы ботанической классификации лугов // Сов. ботаника. 1935. № 5. С. 35—49.

Эрингис К. И. Долголетние культурные пастбища Литвы, их удобрение и использование. Вильнюс, 1964. 502 с.

Küchler A. W. Vegetation mapping. The Ronald Press Company. New York, 1967. VI + 472 p.

Küchler A. W. Problems in classifying and mapping vegetation for ecological regionalization // Ecology. 1973. Vol. 54. N 3. P. 512—523.

Muller-Dombois D., Ellenberg H. Aims and Methods of Vegetation Ecology // John Wiley & Sons. New York, 1974. 547 p.

Rosén E., Borgegård S.-O. The open cultural landscape // Swedish plant geography. Uppsala, 1999. P. 113—134.

SUMMARY

The article represents the results of study of the meadow vegetation on a key-plot located in the North-Western Ladoga Region (Baltic Crystalline Shield). Upland meadows occupy flat loamy lake terraces and narrow selga hollows. The main types of meadow communities are dominated by following plant species: *Alopecurus pratensis*, *Nardus stricta*, *Agrostis tenuis*, *Deschampsia cespitosa*, *Filipendula ulmaria*, *Carex acuta* and broad-leaved herbs (*Geranium sylvaticum*, *Alchemilla acutiloba*, *Centaurea phrygia*, *Geum rivale*). The composition and current state of the meadow communities depend on the agricultural use of the lands.

УДК 577.112 : 582.452.1 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 12

© В. Ф. Семихов,[1] Е. В. Гвоздева,[1] В. П. Бессчетнов,[2] Л. П. Арефьева,[1] О. А. Новожилова,[1] М. Н. Гринаш[1]

АМИНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ СЕМЯН И СИСТЕМАТИКА СЕМЕЙСТВА *PINACEAE*

V. F. SEMIKHOV, E. V. GVOZDEVA, V. P. BESSCHETNOV, L. P. AREFYEVA, O. A. NOVOZHILOVA, M. N. GRINASH. THE AMINO ACID COMPOSITION OF SEEDS AND THE SYSTEMATICS OF THE *PINACEAE* SPECIES

[1] Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН
127276 Москва, Ботаническая ул., 4
Факс (495) 977-91-72
E-mail: chemosyst@list.ru
[2] Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия
603107 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 97
Факс (8312) 66-06-84
E-mail: root@agri.sci-nnov.ru
Поступила 18.12.2006

Представлены данные по аминокислотному составу семян 56 видов из 10 родов сем. *Pinaceae*. Аминокислотный состав сосновых характеризуется высоким содержанием аргинина (до 23.5 % у *Pinus elliottii*), что является максимальным для семенных растений, и довольно высоким содержанием глютаминовой кислоты (до 21.9 % у *Pseudolarix amabilis*). Не выявлено существенных различий между видами в подродах рода *Pinus* L. и между подродами в роде *Picea* A. Dietr. Расчет обобщенного статистического расстояния выявил группы таксонов, наиболее близко расположенных друг к другу: *Hesperopeuce—Tsuga*, *Abies—Keteleeria*, *Larix—Pseudotsuga*. Род *Pinus* показывает хорошо выраженную гетерогенность. Подроды *Pinus* и *Strobus* различаются между собой существенно резче, чем с об-

щепринятыми родами (*Cedrus*, *Tsuga* и др.). Наиболее специфичен и обособлен от других родов семейства род *Pseudolarix*.
Ключевые слова: *Pinaceae*, систематика, аминокислотный состав, многомерный анализ, обобщенное статистическое расстояние, кластерный анализ по иерархической схеме.

Сем. *Pinaceae* Lindl. является одним из наиболее полно и разносторонне исследованных хвойных. Подробно изучена структура вегетативных органов. В сравнении с другими хвойными более полно изучены мужские и женские фруктификации; у ряда представителей прослежены различные эмбриологические процессы, в том числе и на биохимическом уровне (Новожилова и др., 2004). Много работ посвящено экологии, географии и интродукции сосновых. Вместе с тем систематика сем. *Pinaceae* (на всех таксономических уровнях) разработана недостаточно и остается предметом многочисленных дискуссий, при этом наиболее актуальной проблемой является оценка межродовых отношений (Сорокин, Бобров, 2003). Одной из главных причин сложившейся ситуации является слабая изученность признаков строения женских репродуктивных органов, в частности семян (Сорокин, 2004), которые рассматриваются многими авторами (Тахтаджян, 1987; Меликян, 1996; Cronquist, 1988, и др.) как наиболее консервативные структуры растительного организма.

Настоящая работа посвящена исследованию аминокислотного состава семян представителей родов *Abies*, *Cedrus*, *Hesperopeuce*, *Keteleeria*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudolarix*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*. Аминокислотный состав семян характеризует в первую очередь родовой статус (Семихов, Новожилова, 1982; Семихов и др., 2001, и др.). Вместе с тем данные по аминокислотному составу семян представителей *Pinaceae* крайне малочисленны (Гвоздева и др., 2006).

Цель исследования — на основании данных аминокислотного состава семян и их математической обработки оценить степень сходства—различия между таксонами *Pinaceae* в связи с систематикой семейства.

Материалы и методика

Материалом для исследования служили семена 56 видов из 10 родов сем. *Pinaceae*. Семена были получены в результате собственных сборов в дендрарии г. Сочи от Л. В. Орловой и В. Бялта (Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН), а также от М. С. Романова и А. Н. Сорокина (Главный ботанический сад (ГБС) РАН), З. Х. Шигапова (Бот. сад РАН, Уфа). В роде *Pinus* L. исследовано 30 видов, представляющих все 3 подрода (по Critchfield, Little, 1971). Это *P. krempfii* Lecomte (подрод *Ducampopinus*); в подроде *Pinus*: *P. canariensis* C. Smith, *P. roxburghii* Sarg., *P. pinea* L. (секция *Ternatae*), *P. sylvestris* L., *P. nigra* Arnold, *P. mugo* Turra, *P. pinaster* Ait., *P. eldarica* Medw., *P. durangensis* Martinez., *P. ponderosa* Laws., *P. torreyana* Parry, *P. banksiana* Lamb., *P. attenuata* Lemm., *P. elliottii* Engelm., *P. taeda* L. (секция *Pinus*); в подроде *Strobus* исследованы: *P. cembra* L., *P. sibirica* Du Tour, *P. pumila* Regel, *P. strobus* L., *P. griffithii* McCllel., *P. wallichiana* A. B. Jacks., *P. armandii* Franch., *P. peuce* Griseb., *P. lambertiana* Dougl., *P. parviflora* Siebold et Zucc., *P. strobiformis* Engelm., *P. monticola* Dougl. (секция *Strobus*); *P. bungeana* Zucc., *P. cembroides* Zucc. (секция *Parrya*). В роде *Abies* Hill исследовано 8 видов: *A. cephalonica* Loud., *A. cilicica* Carriere (секция *Abies*), *A. pinsapo* Boiss. (секция *Piceaster*), *A. bracteata* (D. Don.) Hook et Arnott. (секция *Bracteata*), *A. holophylla* Maxim. (секция *Momi*), *A. sibirica* Ledeb., *A. sachalinensis* Fr. Schmidt (секция *Balsamea*), *A. religiosa* (Humb., Bonpl. et Kunth.) Schlecht (секция *Oiamel*). В роде *Cedrus* Trew исследованы *C. atlantica* Manetty и *C. deodara* Loud., в роде *Hesperopeuce*

(Engelm.) Lemm. — *H. mertenziana* (Bong.) Rydb; в роде *Keteleeria* Carriere: *K. evelenyana* Mast. и *K. davidiana* Beiss.; в роде *Larix* Hill: *L. decidua* Miller, *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr., *L. leptolepis* Murrey, *L. sibirica* Ledeb.; в роде *Picea* A. Dietr.: *P. omorica* Purk. (секция *Omorica*, подрод *Omorica*), *P. glauca* (Moench) Voss (секция *Picea*), *P. sitchensis* (Bong.) Carr., *P. pungens* Engelm. (секция *Picea*, подрод *Picea*); в роде *Pseudolarix* Gord. — *P. amabilis* (Nelson) Rehder; в роде *Pseudotsuga* Carr. — *P. douglassii* Carr. и *P. menziesii* (Mirb.) Franco; в роде *Tsuga* Carr. — *T. canadensis* (L.) Carr. и *T. heterophylla* (Raf.) Sarg.

Для исследования брали вызревшие семена, очищали от семенной кожуры, размалывали и проводили солянокислый гидролиз. Содержание аминокислот в гидролизатах определяли на анализаторе Hitachi 835. Подробно методика подготовки материала, гидролиза и аминокислотного анализа описана ранее (Семихов, Новожилова, 1982).

Получить надежную статистическую оценку степени близости или отдаленности изучаемых объектов позволили методы многомерного анализа, которые находят широкое применение при решении классификационных задач в биологических исследованиях (Булыгин, 1978; Никитин, Швиденко, 1978; Песенко, 1982; Мандель, 1988; Бессчетнова, 2004).

Анализировался неравномерный комплекс из 12 переменных (роды и подроды, входящие в семейство) по 15 признакам (аминокислоты). Численное представительство переменных (каждого рода) при формировании их средних значений признаков не одинаково (от 1 до 15), что учтено при выборе методами агломерации. В иерархических методах каждое наблюдение (в данном случае род и подрод) образует сначала свой отдельный кластер. На первом шаге два соседних (наиболее близких, имеющих наименьшее обобщенное статистическое расстояние между собой по отношению к расстояниям между другими парами кластеров) кластера объединяются в один; этот процесс может продолжаться до тех пор, пока не останутся только два кластера.

Выбранный метод объединения — «простое присоединение — связь между группами». При реализации указанного метода агломерации дистанция между кластерами равна среднему значению дистанций между всеми возможными парами наблюдений, причем одно наблюдение берется из одного кластера, а другое — из другого. Информация, необходимая для расчета дистанции, находится на основании всех теоретически возможных пар наблюдений. Поскольку некоторые из методов объединения («близлежащий сосед», «дальний сосед») имеют известные недостатки, а другие («центроидный», «медианный») очень мало наглядны и плохо поддаются последующему анализу, метод «связь между группами» в большинстве случаев рассматривается как предпочтительный, а во многих статистических программах он устанавливается по умолчанию.

Метрика многомерного расстояния — евклидово расстояние — использована нами как наиболее универсальная метрика обобщенного статистического расстояния, не имеющая формальных ограничений в своем использовании в отличии от расстояния Махаланобиса (Никитин, Швиденко, 1978; Мандель, 1988; Мэйндональд, 1988).

Результаты

Данные по аминокислотному составу семян всех исследованных видов сем. *Pinaceae* представлены в табл. 1. В целом аминокислотный состав сосновых характеризуется очень высоким содержанием аргинина (от 16.2 % у *Abies sibirica* до 23.5 %

ТАБЛИЦА 1

Аминокислотный состав семян представителей сем. *Pinaceae* (в % от суммы аминокислот)

Виды	Аминокислоты																
	лиз	гис	арг	асп	тре	сер	глю	про	гли	ала	цис	вал	мет	изо	лей	тир	фен
Род *Abies*																	
A. cephalonica	3.9	2.4	16.9	10.0	2.8	4.9	18.4	4.8	4.1	3.8	2.0	5.3	1.0	3.5	6.4	3.1	3.9
A. silicica	3.9	2.2	16.2	8.9	2.7	4.9	20.0	4.9	4.1	3.8	2.5	5.4	1.1	3.5	6.4	3.1	3.9
A. pinsapo	3.6	2.4	16.9	9.5	2.7	5.1	19.4	4.5	4.0	4.0	2.5	5.1	1.5	3.6	6.3	3.0	3.7
A. bracteata	3.1	2.2	16.7	9.1	3.1	4.9	19.0	4.8	4.1	4.1	2.3	4.4	1.5	4.1	7.6	3.1	3.9
A. holophylla	3.4	2.4	16.8	9.2	2.8	4.7	20.9	4.6	3.9	3.8	2.7	4.8	1.3	3.6	6.9	3.0	3.1
A. sibirica	3.4	2.3	17.0	9.2	2.8	4.9	19.8	4.8	3.9	3.8	2.0	4.9	1.8	3.6	6.9	3.1	3.3
A. sachalinensis	3.1	2.0	17.8	9.8	2.8	4.8	18.9	4.3	4.2	4.1	2.6	4.6	1.5	3.8	7.0	3.1	3.3
A. religiosa	4.0	2.5	16.3	9.1	2.9	4.7	18.3	4.9	3.9	4.2	2.5	5.2	2.6	3.4	6.3	3.0	3.7
Род *Cedrus*																	
C. deodara	3.4	2.3	19.4	8.7	3.1	4.8	15.9	4.8	4.1	4.4	2.5	4.7	2.3	3.7	6.0	2.9	4.2
C. atlantica	3.2	2.3	19.8	8.9	2.9	5.7	16.6	4.2	4.0	4.4	2.6	5.1	2.1	3.7	6.0	2.5	3.8
Род *Hesperopeuce*																	
H. mertenziana	2.7	2.0	19.4	9.6	2.7	5.2	18.8	4.2	4.0	3.9	2.6	4.0	1.7	3.6	6.3	2.7	4.0
Род *Keteleeria*																	
K. evelenyana	3.7	2.6	17.2	8.8	2.8	5.6	19.0	4.4	3.9	4.1	2.1	5.3	1.5	3.5	6.2	3.0	3.6
K. davidiana	4.0	2.2	16.9	8.9	3.1	5.3	18.1	4.2	4.3	3.3	3.7	4.9	1.3	3.4	6.4	3.5	3.9
Род *Larix*																	
L. leptolepis	2.4	2.1	18.8	9.3	2.6	5.8	18.5	4.9	4.2	4.0	2.9	4.2	2.0	3.4	5.4	2.5	4.2
L. gmelinii	2.4	1.9	18.1	9.4	2.8	5.8	18.2	4.7	4.5	4.2	2.6	4.7	1.8	3.5	5.5	2.6	4.3
L. sibirica	2.6	2.4	18.4	8.8	2.8	5.3	18.7	5.1	4.0	4.0	2.0	5.4	2.6	3.5	5.8	2.5	3.6
L. decidua	2.9	2.7	18.0	8.3	2.6	5.4	17.9	4.4	4.3	4.2	2.5	4.8	3.1	3.7	5.8	2.9	4.1
Род *Picea*																	
Подрод *Omorica*																	
P. omorica	3.0	2.0	17.0	8.6	3.3	5.5	18.1	4.7	4.7	4.1	1.0	5.0	1.5	3.7	6.9	3.7	3.9

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Аминокислоты																
	лиз	гис	арг	асп	тре	сер	глю	про	гли	ала	цис	вал	мет	изо	лей	тир	фен
							Подрод *Picea*										
P. glauca	3.2	2.4	16.4	8.5	3.3	5.7	17.2	4.9	4.9	4.0	2.3	4.7	2.4	3.6	6.6	3.3	4.3
P. sitchensis	2.8	1.8	17.5	8.5	3.2	5.7	18.0	5.2	4.5	4.0	2.3	4.9	2.1	3.7	6.7	3.0	3.7
P. pungens	2.7	2.1	17.6	8.3	2.8	5.6	17.4	4.4	4.5	3.8	2.5	5.2	2.7	3.8	6.7	3.3	4.1
							Род *Pinus*										
							Подрод *Ducampopinus*										
P. krempfii	2.3	1.7	20.5	8.7	2.5	5.4	19.4	4.2	4.4	4.3	1.8	4.0	1.6	3.1	6.7	4.1	3.1
							Подрод *Pinus*										
P. canariensis	2.0	1.9	22.1	8.2	2.6	5.2	17.8	4.7	4.2	4.1	2.5	4.4	2.0	3.1	6.7	4.2	2.9
P. roxburghii	1.9	1.7	21.3	8.2	2.5	5.0	17.4	4.3	4.5	4.7	2.4	4.8	2.0	3.2	6.7	4.2	2.9
P. pinea	2.0	2.4	20.8	8.0	2.8	4.9	18.2	4.4	4.6	4.4	1.6	4.7	1.8	3.3	6.5	3.9	3.5
P. sylvestris	1.8	1.7	20.8	8.9	2.5	5.7	18.4	4.8	4.8	4.2	2.2	4.3	1.9	3.0	6.1	3.7	3.0
P. nigra	1.9	1.8	22.0	8.0	2.5	5.4	18.0	4.5	4.5	4.3	2.3	4.3	2.3	3.3	6.5	3.9	2.6
P. mugo	1.8	2.0	22.2	8.7	2.5	5.2	17.7	4.6	4.5	4.3	1.7	4.3	1.7	3.0	6.6	4.0	3.0
P. pinaster	1.8	1.9	23.2	8.1	2.4	5.0	18.2	4.6	4.3	4.1	2.0	4.3	1.9	3.0	6.4	3.8	2.8
P. eldarica	1.8	2.4	20.6	8.5	2.4	5.5	17.9	4.4	4.4	4.8	2.0	4.0	2.4	2.8	6.2	4.0	3.4
P. durangensis	1.6	1.9	22.8	8.4	2.2	5.2	17.8	4.1	4.5	4.4	2.4	4.6	2.0	2.9	6.2	4.3	2.8
P. ponderosa	1.8	2.0	21.5	8.8	2.7	5.1	17.4	4.3	4.5	4.1	2.5	4.5	2.2	3.1	6.5	3.9	2.7
P. torreyana	1.9	2.3	20.5	8.8	2.7	5.1	17.9	4.4	4.5	4.4	2.3	4.4	1.9	3.2	6.4	3.8	3.2
P. banksiana	2.0	1.9	21.7	8.2	2.8	5.7	18.1	4.6	4.6	4.4	2.0	4.2	2.4	2.8	6.5	3.8	2.7
P. attenuata	1.8	1.9	21.4	8.0	2.4	5.3	18.5	4.6	4.0	4.0	2.5	4.1	2.2	2.7	6.5	4.3	3.1
P. elliottii	1.7	1.9	23.5	8.3	2.4	5.1	17.9	4.2	4.3	4.2	2.2	4.3	1.8	2.9	6.4	4.0	2.8
P. taeda	1.7	1.6	23.2	8.5	2.4	5.1	18.3	4.5	4.4	4.2	2.0	4.2	1.7	2.9	6.2	3.9	3.0
							Подрод *Strobus*										
P. cembra	2.8	2.6	19.0	8.9	2.8	5.1	15.9	4.6	4.4	4.4	2.4	4.5	2.4	3.6	6.7	3.9	3.5
P. sibirica	2.7	2.3	17.4	9.4	3.0	5.3	16.7	4.2	4.4	4.5	2.4	4.5	2.5	3.8	7.0	3.8	3.2
P. pumila	2.8	2.5	17.7	8.6	2.7	4.8	15.8	4.7	4.4	5.1	2.4	5.3	2.4	3.7	6.7	4.4	3.3

P. strobus	2.1	2.1	20.4	8.5	2.5	5.6	16.6	4.3	4.5	4.5	2.2	4.7	2.3	3.4	6.7	4.1	3.2
P. griffithii	2.7	2.3	19.3	9.0	2.7	5.1	15.8	4.2	4.6	4.7	2.4	4.7	2.1	3.4	7.0	4.0	3.3
P. wallichiana	2.3	2.1	19.1	8.5	2.5	5.2	15.2	4.5	4.6	5.1	2.4	5.1	2.5	3.4	7.0	4.4	3.3
P. armandii	2.7	2.6	17.2	9.1	2.9	5.1	15.4	4.5	4.8	5.2	2.2	5.1	2.6	3.7	6.9	4.2	3.4
P. peuce	2.3	2.2	19.4	9.0	2.6	5.0	15.7	4.7	4.4	5.0	2.3	5.0	2.5	3.4	6.6	4.3	3.4
P. lambertiana	2.8	2.5	17.5	8.8	2.6	5.1	15.1	4.7	4.6	5.1	2.2	5.3	2.6	3.7	6.8	4.2	3.5
P. parviflora	2.6	2.4	18.5	8.7	2.6	4.8	15.3	4.8	4.5	5.1	2.2	5.1	2.5	3.7	7.0	4.3	3.4
P. strobiformis	2.2	2.1	19.7	8.8	2.5	5.2	15.5	4.5	4.4	5.1	2.4	5.1	2.5	3.4	6.8	4.4	3.2
P. monticola	2.5	2.3	18.5	9.0	2.7	5.1	16.3	4.7	4.6	5.1	2.2	5.0	2.5	3.4	6.8	4.2	3.1
P. bungeana	2.8	2.6	18.2	9.2	2.7	5.0	15.7	4.6	4.5	4.7	2.2	5.3	2.5	3.6	6.5	4.3	3.3
P. cembroides	2.7	2.2	18.3	9.2	2.8	5.2	16.2	4.0	5.0	5.1	2.0	4.9	2.2	3.6	7.0	4.0	3.2
Род *Pseudolarix*																	
P. amabilis	3.2	2.3	20.8	8.2	2.1	5.1	21.9	4.4	3.0	3.8	2.1	4.6	2.4	2.9	6.0	2.6	2.8
Род *Pseudotsuga*																	
P. douglassii	3.1	2.1	18.7	8.4	2.9	5.4	18.7	4.6	5.2	4.1	2.8	4.2	2.0	3.7	6.3	2.9	3.8
P. menziesii	3.0	2.3	19.2	8.1	2.4	5.7	18.3	4.8	4.3	4.5	2.3	4.4	2.1	3.4	6.0	3.0	3.7
Род *Tsuga*																	
T. heterophylla	3.0	2.5	19.3	9.1	2.4	5.5	19.1	4.7	3.8	3.3	3.5	4.1	2.6	3.3	5.4	2.4	4.3
T. canadensis	2.4	2.2	20.5	9.8	2.4	5.3	18.5	4.0	4.2	3.8	3.0	4.5	1.6	3.6	6.1	2.8	3.6

Примечание. Аминокислоты: лиз — лизин, гис — гистидин, арг — аргинин, асп — аспарагиновая кислота, тре — треонин, сер — серин, глю — глютаминовая кислота, про — пролин, гли — глицин, ала — аланин, цис — цистин, вал — валин, мет — метионин, изо — изолейцин, лей — лейцин, тир — тирозин, фен — фенилаланин.

у *Pinus elliottii*), что является максимальным содержанием аргинина, обнаруженным у семенных растений (Семихов и др., 1998, 2000, 2001). Для представителей семейства характерно также довольно высокое содержание глютаминовой кислоты (от 15.2 % у *Pinus wallichiana* до 21.9 % у *Pseudolarix amabilis*). Такое содержание глютаминовой кислоты свойственно для многих семенных растений. В третьем максимуме в аминокислотном составе находится содержание аспарагиновой кислоты (от 8.0 % у *Pinus attenuata* до 10.0 % у *Abies cephalonica*), что также типично для большинства семенных растений. Содержание других аминокислот более низкое. Не выявлено существенных различий по аминокислотному составу между видами в секциях рода *Pinus* s. l. и между подродами в роде *Picea*, что подтверждает ранее установленное положение о том, что аминокислотный состав семян выступает в качестве надежной характеристики родового статуса. Это положение четко прослеживается на данных, представленных в табл. 2, особенно по значениям коэффициента вариации (*V*, %). Аминокислотный состав родов, в которых исследовано более 2 видов и рассчитан коэффициент вариации (*V*, %) (*Abies*, *Larix*, *Picea*), отличается очень низкой вариабельностью (не выше 10.3 %, что отмечено по содержанию валина в роде *Larix*). Среди исследованных родов исключением является род *Pinus*, в состав которого входят подроды *Ducampopinus*, *Pinus* и *Strobus*. Коэффициенты вариации для подродов *Pinus* и *Strobus* также очень низкие и ни для одной из аминокислот не превышают 10.0 %, тогда как для рода *Pinus* s. l. коэффициент вариации значительно выше и даже сравним со значениями для всего семейства (табл. 3).

Аминокислотный состав семян исследованных родов *Pinaceae* варьирует относительно слабо. Об этом свидетельствуют данные математической обработки (табл. 2): низкие значения коэффициента вариации (*V*, %) по большинству аминокислот. С точки зрения оценки естественной вариабельности, внутри вида и рода наиболее заметная вариабельность отмечена для лизина, аргинина, глютаминовой кислоты, глицина и тирозина.

Анализ соотносительной близости двенадцати многомерных объектов (в нашем случае 12 родов и подродов семейства сосновых, сравниваемых по содержанию 15 аминокислот) по величине евклидова расстояния показывает ее неодинаковый характер (табл. 4). Величина расстояний изменяется от 1.10 (между родами *Tsuga* и *Hesperopeuce*) до 7.12 (между *Pseudolarix* и подродом *Strobus* рода *Pinus*) или возрастает в 6.47 раза при переходе от минимума к максимуму. Отчетливо выделяются группы таксонов (пары объектов), относительно близко расположенных друг к другу в 15-мерном пространстве признаков (по 15 аминокислотам). Минимальным значениям соответствуют расстояния между *Tsuga* и *Hesperopeuce* (1.10 единицы), *Abies* и *Keteleeria* (1.34 единицы), *Larix* и *Pseudotsuga* (1.64 единицы). Эти пары объектов впоследствии выступили инициальным ядром при начальном формировании иерархического кластера (см. рисунок, табл. 5).

Наибольшие комплексные различия зафиксированы между парами объектов, расстояния между которыми превышают 6 единиц: *Pseudolarix* и *Cedrus* (6.13 единицы), *Pseudolarix* и *Picea* (6.30 единицы), *Pseudolarix* и подрод *Strobus* рода *Pinus* (7.12 единицы). Все они свойственны роду *Pseudolarix*, который стоит «особняком» в рассматриваемом комплексе родов семейства сосновые, поскольку имеет наибольшие расстояния со всеми остальными объектами, что легко заметить при анализе его профиля статистических расстояний в сравнении с профилями статистических расстояний других родов (табл. 4).

Оценка наибольших расстояний по критерию превышения условно установленного (выбранного нами) уровня в 5 единиц показывает, что такие расстояния имеют

ТАБЛИЦА 2

Аминокислотный состав семян 10 родов сем. *Pinaceae* (в % от суммы аминокислот)

Аминокислота	*Abies* (8)*			*Cedrus* (2)	*Hesperopeuce* (1)	*Keteleeria* (2)	*Larix* (4)			*Picea* (4)			*Pinus* (30)			*Pseudolarix* (1)	*Pseudotsuga* (2)	*Tsuga* (2)
	M	± *tmM*	*V*, %	*M*		*M*	*M*	± *tmM*	*V*, %	*M*	± *tmM*	*V*, %	*M*	± *tmM*	*V*, %		*M*	*M*
Лизин	3.5	0.36	10.1	3.3	2.7	3.9	2.6	0.24	9.18	2.9	0.22	7.58	2.2	0.41	18.81	3.2	3.0	2.7
Гистидин	2.3	0.16	6.97	2.3	2.0	2.4	2.1	0.21	9.68	2.0	0.15	9.9	2.1	0.12	9.0	2.3	2.2	2.3
Аргинин	16.8	0.49	2.91	19.6	19.4	17.0	18.3	0.36	1.96	17.1	0.55	3.21	20.3	1.88	9.26	20.8	18.9	19.9
Аспарагиновая кислота	9.4	0.38	4.08	8.8	9.6	8.9	9.0	0.51	5.66	8.4	0.13	1.48	8.6	0.39	4.52	8.2	8.3	9.4
Треонин	2.8	0.13	4.54	3.0	2.7	2.9	2.7	0.12	4.28	3.2	0.24	7.56	2.6	0.18	6.82	2.1	2.6	2.4
Серин	4.8	0.13	2.68	5.2	5.2	5.4	5.6	0.26	4.72	5.6	0.10	1.7	5.2	0.23	4.39	5.1	5.6	5.4
Глютаминовая кислота	19.3	0.87	4.52	16.3	18.8	18.6	18.3	0.35	1.91	17.6	0.44	2.5	17.0	1.24	7.3	21.9	18.5	18.8
Пролин	4.7	0.21	4.55	4.5	4.2	4.3	4.8	0.3	6.25	4.8	0.34	7.01	4.4	0.21	4.8	4.4	4.7	4.0
Глицин	4.0	0.12	2.89	4.0	4.0	4.1	4.3	0.21	4.9	4.6	0.19	4.12	4.5	0.18	4.11	3.0	4.7	4.0
Аланин	3.9	0.17	4.28	4.4	3.9	3.7	4.1	0.12	2.82	3.9	0.13	3.17	4.6	0.39	8.51	3.8	4.3	3.5
Валин	4.9	0.35	7.06	4.9	4.0	5.1	4.8	0.49	10.31	4.9	0.21	4.21	4.6	0.41	8.75	4.6	4.3	4.3
Изолейцин	3.6	0.22	6.05	3.7	3.6	3.5	3.5	0.13	3.57	3.7	0.08	2.21	3.2	0.32	9.86	2.9	3.5	3.4
Лейцин	6.7	0.46	6.83	6.0	6.3	6.3	5.6	0.21	3.66	6.7	0.13	1.87	6.6	0.26	3.94	6.0	6.1	5.7
Тирозин	3.0	0.05	1.69	2.7	2.7	3.2	2.6	0.19	7.21	3.3	0.29	8.64	4.1	0.21	5.14	2.6	2.9	2.6
Фенилаланин	3.6	0.32	8.91	4.0	4.0	3.7	3.9	0.31	7.68	4.0	0.26	6.45	3.1	0.26	8.35	2.8	3.0	4.0

Примечание. * — в скобках приведено число видов.

ТАБЛИЦА 3

Аминокислотный состав семян подродов рода *Pinus* и оценка вариабельности аминокислот

Аминокислота	Род *Pinus*						
	Подроды						
	*Ducampopinus** (1)	*Pinus* (15)			*Strobus* (14)		
		M	± *tmM*	*V*, %	*M*	± *tmM*	*V*, %
Лизин	2.3	1.8	0.12	6.41	2.6	0.25	9.58
Гистидин	1.7	2.0	0.15	9.97	2.3	0.19	8.15
Аргинин	20.5	21.8	0.99	4.53	18.6	0.95	5.1
Аспарагиновая кислота	8.7	8.4	0.31	3.74	8.9	0.27	3.07
Треонин	2.5	2.5	0.17	6.74	2.7	0.15	5.63
Серин	5.4	5.2	0.24	4.66	5.1	0.2	3.9
Глютаминовая кислота	19.4	17.9	0.33	1.82	15.8	0.5	3.16
Пролин	4.2	4.4	0.19	4.29	4.5	0.24	5.3
Глицин	4.4	4.4	0.19	4.24	4.5	0.17	3.83
Аланин	4.3	4.3	0.22	5.15	4.9	0.28	5.73
Валин	4.0	4.3	0.22	4.96	4.9	0.28	5.55
Изолейцин	3.1	3.0	0.19	6.22	3.5	0.15	4.23
Лейцин	6.7	6.4	0.18	2.85	6.8	0.17	2.45
Тирозин	4.1	3.9	0.19	4.77	4.2	0.19	4.62
Фенилаланин	3.1	2.9	0.26	8.64	3.3	0.12	3.65

Примечание. * — в скобках указано число видов.

только *Pseudolarix* и подрод *Pinus* рода *Pinus*. Эти таксоны заметно удалены и друг от друга: расстояние между ними составило 4.84 единицы, т. е. выше среднего, которое составляет 3.54 единицы. Это указывает на выраженную специфичность данных таксонов, максимальное таксономическое отличие их от всех остальных.

Следует отметить то обстоятельство, что соотношение расстояний между разными объектами в многомерном пространстве не одинаково: какой-либо объект может быть расположен ближе к одному из остальных или к группе из нескольких объектов и быть дальше от других. Это можно рассматривать как наличие некото-

ТАБЛИЦА 4

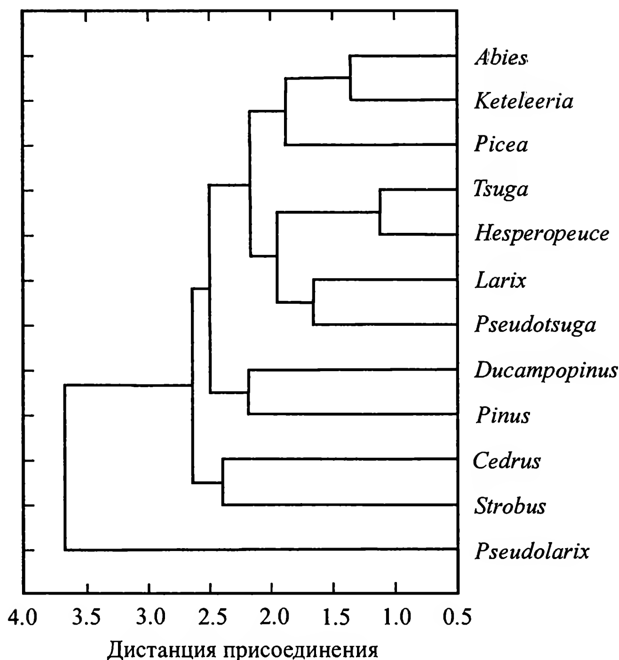
Обобщенное статистическое расстояние (евклидова мера) в 15-мерном пространстве признаков между 12 таксонами сем. *Pinaceae*

Роды и подроды	Роды и подроды										
	Keteleeria	*Cedrus*	*Picea*	*Ducampopinus*	*Pinus*	*Strobus*	*Tsuga*	*Hesperopeuce*	*Larix*	*Pseudotsuga*	*Pseudolarix*
Abies	1.34	4.30	2.42	4.42	5.81	4.41	3.66	3.07	2.55	2.99	5.28
Keteleeria		3.68	1.85	4.39	5.57	3.91	3.46	3.10	2.24	2.66	5.49
Cedrus			3.18	4.10	3.74	2.40	3.01	2.95	2.64	2.83	6.13
Picea				4.36	5.19	2.98	3.77	3.27	2.15	2.56	6.30
Ducampopinus					2.17	4.32	2.61	2.49	3.46	2.59	3.67
Pinus						4.13	3.30	3.51	4.21	3.46	4.84
Strobus							4.27	3.92	3.43	3.35	7.12
Tsuga								1.10	2.12	2.32	3.93
Hesperopeuce									1.93	2.10	4.20
Larix										1.64	4.95
Pseudotsuga											4.42

ТАБЛИЦА 5

Схема присоединения объектов при формировании иерархического кластера

Шаг объединения	Дистанция присоединения	Номер объекта в образованном кластере											
		№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6	№ 7	№ 8	№ 9	№ 10	№ 11	№ 12
1	1.100000	*Tsuga*	*Hesperopeuce*										
2	1.337909	*Abies*	*Keteleeria*										
3	1.637071	*Larix*	*Pseudotsuga*										
4	1.852026	*Abies*	*Keteleeria*	*Picea*									
5	1.931321	*Tsuga*	*Hesperopeuce*	*Larix*	*Pseudotsuga*								
6	2.147091	*Abies*	*Keteleeria*	*Picea*	*Tsuga*	*Hesperopeuce*	*Larix*	*Pseudotsuga*					
7	2.172556	*Ducampopinus*	*Pinus*										
8	2.402082	*Cedrus*	*Strobus*										
9	2.491987	*Abies*	*Keteleeria*	*Picea*	*Tsuga*	*Hesperopeuce*	*Larix*	*Pseudotsuga*	*Ducampopinus*	*Pinus*			
10	2.640076	*Abies*	*Keteleeria*	*Picea*	*Tsuga*	*Hesperopeuce*	*Larix*	*Pseudotsuga*	*Ducampopinus*	*Pinus*	*Cedrus*	*Strobus*	
11	3.672873	*Abies*	*Keteleeria*	*Picea*	*Tsuga*	*Hesperopeuce*	*Larix*	*Pseudotsuga*	*Ducampopinus*	*Pinus*	*Cedrus*	*Strobus*	*Pseudolarix*



Дендрограмма иерархической кластеризации в 15-мерном пространстве признаков 12 родов в составе сем. *Pinaceae*.

рой иерархии связей между объектами. Данные соотносительной близости родов и подродов семейства сосновые по величине евклидова расстояния при попарном сравнении (табл. 4) достаточно информативны, но не дают возможности построить систему иерархии изучаемых объектов. Вскрыть характер такой иерархии можно в процессе проведения кластерного анализа по иерархической схеме (табл. 5; см. рисунок).

Наиболее близкими между собой оказались таксоны *Hesperopeuce* и *Tsuga*, которые объединились в первый микрокластер с минимальным уровнем расстояний присоединения 1.10 единицы. По анализируемому комплексу признаков различия между этими объектами минимальны (по сравнению с уровнем различий между остальными объектами). В систематическом отношении их можно признать наиболее близкими в анализируемом комплексе. Именно эти два объекта образовали достаточно плотный (с малым уровнем различий) микрокластер на первом шаге агломерации.

Наиболее близкими к первому кластеру оказались *Larix* и *Pseudotsuga*, которые объединены между собой в самостоятельный и достаточно плотный микрокластер на уровне 1.64 единицы (третий шаг агломерации). Объединяясь с первым микрокластером на уровне 1.93 единицы на пятом шаге агломерации, они образуют хорошо оформленный кластер из четырех объектов: *Tsuga*, *Hesperopeuce*, *Larix*, *Pseudotsuga*. Достаточно близкими между собой оказались *Abies* и *Keteleeria*, которые объединились в самостоятельный микрокластер на втором шаге агломерации с уровнем 1.34 единицы. К указанной паре объектов примыкает *Picea*: уровень агломерации 1.85 единицы. В результате этого на четвертом шаге агломерации образуется выраженный кластер из трех объектов: *Abies*, *Keteleeria*, *Picea*. Однако объединение этого микрокластера с предыдущим осуществлено на относи-

тельно высоком уровне (2.15 единицы), что свидетельствует о заметных различиях между ними. Все перечисленные выше таксоны, объединенные в кластеры, на шестом шаге агломерации сливаются в один макрокластер. Последующее построение иерархической системы, которая может быть признана адекватной системе систематической близости по анализируемым признакам, представляет собой образование двух неплотных кластеров с уровнями агломерации соответственно: объекты подрод *Ducampopinus*—подрод *Pinus* (род *Pinus*) — 2.17 единицы; роды *Cedrus*—подрод *Strobus* (род *Pinus*) — 2.40 единицы. На следующих, девятом и десятом, шагах агломерации все образовавшиеся до этого момента структурные элементы иерархической системы объединяются вместе с дистанциями присоединения 2.49 единицы и 2.64 единицы соответственно. Заметно, что уровни последних присоединений принципиально не различаются и близки к уровню образования наиболее многочисленного макрокластера. Завершающим, одиннадцатым, шагом агломерации является присоединение на заметно высоком уровне (3.62 единицы) последнего объекта — рода *Pseudolarix*. Это свидетельствует о его выраженной специфичности и обособленности от остальных элементов системы. Уровень его сходства с каждым из остальных объектов, как и с совокупностью их всех вместе, минимален.

Обсуждение

Исследования показали, что для родов сем. *Pinaceae* характерно очень высокое содержание аргинина (16.8—21.8 %), что выделяет сосновые среди других голосеменных (табл. 2, 3). Столь высокое содержание аргинина в аминокислотном составе семян близко к максимальному, вообще обнаруженному у семенных растений (22.8 % у *Protea*, сем. *Proteaceae* (Семихов и др., 2000), и самое высокое среди голосеменных растений из порядков *Cephalotaxales*, *Podacarpales*, *Taxales* (Семихов и др., 2001), *Cycadales* (Золкин, 2002), а также *Araucariales*, *Cupressales*, *Ephedrales*, *Gnetales*, *Taxodiales*, *Welwitschiales* (неопубликованные данные). Однако следует отметить, что у некоторых представителей *Taxodiales* (*Glyptostrobus*, *Metacequoia*, *Widdringtonia*) содержание аргинина достигает 17.9 %, а у представителей порядка *Cupressales* (*Callitris*, *Tetraclinis*) превышает 18.0 %. Вероятно, такое высокое содержание аргинина в аминокислотном составе семян имеет адаптивное значение, поскольку в молекуле аргинина содержится 4 аминогруппы, являющиеся легкомобилизуемым резервом в процессе прорастания семени для биосинтеза новых белков.

Данные аминокислотного состава семян для родов сем. *Pinaceae* (табл. 2, 3) как характеристика родового статуса, расчет обобщенного статистического расстояния между родами (табл. 4) и построение дендрограммы иерархической кластеризации (см. рисунок, табл. 5) имеют много общего и достаточно хорошо согласуются с данными разносторонних исследований, представленными в научной литературе. Так, роды *Tsuga* и *Hesperopeuce* практически не отличаются по аминокислотному составу и имеют минимальное обобщенное статистическое расстояние (евклидова мера) (1.10). Близость этих родов подтверждается А. Н. Сорокиным (2004), а также данными иммунохимических исследований (Арефьева и др., 2000), что позволяет поддержать позицию А. Н. Сорокина о целесообразности сохранить *Hesperopeuce* в составе рода *Tsuga* s. l. Систематическая близость родов *Abies* и *Keteleeria* также убедительно подтверждается комплексом разносторонних данных (Сорокин, 2004), в том числе и иммунохимическими исследованиями (Арефьева и др., 2000).

Эти два рода имеют очень близкий аминокислотный состав и обобщенное статистическое расстояние — 1.34, что подтверждает позицию Сорокина о целесообразности объединения этих родов в отдельный дитипный таксон. Другим наиболее близким к *Abies* и *Keteleeria* таксоном является *Picea* (см. рисунок). Род *Picea*, выделяемый в составе монотипного подсем. *Piceoideae*, не имеет резких отличий от некоторых других таксонов по аминокислотному составу семян, т. е. данные по аминокислотному составу не поддерживают позицию M. P. Frankis (1988) о придании *Picea* ранга подсемейства. Другой парой родов, демонстрирующих близкое родство, являются *Larix* и *Pseudotsuga*, что подтверждает полученное нами обобщенное статистическое расстояние (1.64), иммунохимические данные (Арефьева и др., 2000), строение семени и другие данные (Сорокин, 2004). Исследования аминокислотного состава семян показывают относительную обособленность рода *Cedrus* от других родов, что свидетельствует о своеобразии рода *Cedrus* в рамках сем. *Pinaceae*. Это же подтверждают результаты иммунохимических исследований (Арефьева и др., 2000, 2006) и данные строения семени (Сорокин, 2005).

По данным аминокислотного анализа, род *Pinus*, разделяемый на 3 подрода — *Ducampopinus*, *Pinus* и *Strobus* (Critchfield, Little, 1971), является выраженно гетерогенным. Обобщенное статистическое расстояние между подродами *Pinus* и *Strobus* составляет 4.13, что также свидетельствует о гетерогенности рода и наглядно отражено в дендрограмме иерархической кластеризации. Четкие различия между подродами *Pinus* и *Strobus* получены и в иммунохимических исследованиях (Арефьева и др., 2000). Различия между подродами *Ducampopinus* и *Pinus* не так ярко выражены (образуют неплотный кластер с уровнем агломерации 2.17 единиц). Вместе с тем между подродами имеются значимые различия по содержанию аргинина и глютаминовой кислоты.

Относительно родового статуса подродов *Ducampopinus*, *Pinus* и *Strobus* имеются различные точки зрения (Critchfield, Little, 1971; Hart, 1987; Frankis, 1988; Орлова, Аверьянов, 2004; Сорокин, 2004). Если рассматривать род *Pinus* s. l., то можно отметить, что все подроды четко отличаются по аминокислотному составу семян от других родов семейства, на что указывают полученные нами обобщенные статистические расстояния. Самый близкий род к подроду *Pinus* — род *Tsuga* (3.30), к подроду *Strobus* — род *Cedrus* (2.40), а степень различия между подродами *Pinus* и *Strobus* — 4.1, т. е. подроды *Pinus* и *Strobus* различаются больше между собой, чем с общепризнанными родами (*Cedrus*, *Tsuga* и др.). Дендрограмма иерархической кластеризации подтверждает существенные различия между обсуждаемыми подродами.

По результатам наших исследований наиболее резко в семействе выделяется род *Pseudolarix*, что свидетельствует о его выраженной специфичности и обособленности от других родов сем. *Pinaceae*. Возможно, это объясняется тем, что именно ископаемые остатки *Pseudolarix* являются наиболее древней достоверной находкой среди современных сосновых (Le Page, 1999), т. е. *Pseudolarix* — наиболее рано отделившийся таксон родового ранга от основного ствола эволюции сосновых.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48591).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арефьева Л. П., Семихов В. Ф., Гринаш М. Н. и др. Иммунохимическое исследование рода *Pinus* и его взаимоотношений с другими родами семейства *Pinaceae* Lindl. // Бюл. Гл. ботан. сада РАН. 2000. Вып. 179. С. 126—132.

Арефьева Л. П., Новожилова О. А., Гвоздева Е. В., Семихов В. Ф. О хемосистематических отношениях в семействе *Pinaceae* Lindl. // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы. Матер. Междунар. науч. конф., посвящ. 200-летию казан. бот. школы. Казань, 2006. Ч. 2. С. 11—13.

Бессчетнова Н. Н. Многофакторный анализ клонов плюсовых деревьев сосны обыкновенной в условиях лесосеменных плантаций / Н. Н. Бессчетнова // Лесоводство Нижегородской области на рубеже веков: матер. науч.-практ. конф. Нижний Новгород, 2004. С. 14—27.

Булыгин Ю. Е. Комплексная оценка экотипов древесных пород // Лесное хозяйство. 1978. № 12. С. 30—32.

Гвоздева Е. В., Арефьева Л. П., Гринаш М. Н. и др. Изучение аминокислотного состава семян в связи с систематикой семейства *Pinaceae* Adans. // Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия растительного мира Азиатской России: настоящее и будущее. Новосибирск, 2006. С. 75—77.

Золкин С. Ю. Изучение свойств белков семян представителей порядка *Cycadales* Engl. и оценка их взаимоотношений с другими голосеменными и покрытосеменными на основе биохимических признаков // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2002. 20 с.

Мандель И. Д. Кластерный анализ. М., 1988. 176 с.

Мэйндональд Дж. Вычислительные алгоритмы в прикладной статистике. М., 1988. 350 с.

Меликян А. П. Сравнительная карпология и систематика покрытосеменных растений // IX Москов. совещ. по филогении растений. М., 1996. С. 86—88.

Никитин К. Е., Швиденко А. З. Методы и техника обработки лесоводственной информации. М., 1978. 272 с.

Новожилова О. А., Гринаш М. Н., Арефьева Л. П., Семихов В. Ф. Закономерности биосинтеза белков зародыша и эндосперма в процессе эмбриогенеза у *Pinus sylvestris* L. // Онтогенез. 2004. Т. 35. № 2. С. 98—104.

Орлова Л. В., Аверьянов Л. В. О систематическом положении *Ducampopinus krempfii* (*Pinaceae*) // Turczaninowia. 2004. Т. 7. № 2. С. 30—44.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 287 с.

Семихов В. Ф., Новожилова О. А. Таксономическая ценность аминокислотного состава семян // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1207—1215.

Семихов В. Ф., Новожилова О. А., Арефьева Л. П. Основные направления изменений в аминокислотном составе семян однодольных в процессе эволюции // Изв. РАН. Сер. биол. 1998. № 4. С. 483—496.

Семихов В. Ф., Арефьева Л. П., Новожилова О. А. и др. Изменение в аминокислотном составе семян двудольных растений в процессе эволюций // Изв. РАН. Сер. биол. 2000. № 1. С. 39—50.

Семихов В. Ф., Арефьев Л. П., Новожилова О. А. и др. Систематическое положение порядков *Podocarpales*, *Cephalotaxales* и *Taxales* по данным сравнительной анатомии и биохимии семян // Изв. РАН. Сер. биол. 2001. Вып. 5. С. 544—556.

Сорокин А. Н., Бобров А. В. Современные проблемы систематики семейства *Pinaceae* Adans. // Матер. XXII научн. совещ. ботанических садов Северного Кавказа, посвящ. 25-летию Субтропического ботанического сада Кубани. Сочи, 2003. С. 99—102.

Сорокин А. Н. Морфология и анатомия семян представителей *Pinaceae* Adans. в связи с проблемами систематики семейства. Дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 164 с.

Сорокин А. Н. Классификация и систематическое положение рода *Cedrus* Trew (*Pinaceae*) по данным строения семян // В сб.: Ботанические сады как центры сохран. биол. разнообразия. М., 2005. С. 475—478.

Тахтаджян А. Л. Система магнолифитов. Л., 1987. 439 с.

Critchfield W. B., Little E. L. Geographic distribution of the Pines of the world. 1971. Wash. (D. C.) Us Dep. Of Agr. 97 p.

Cronquist A. The evolution and Classification of Flowering Plants. New York, 1988. 555 p.

Frankis M. P. Generic interrelationships in *Pinaceae* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1988. Vol. 45. N 3. P. 527—548.

Hart J. A. A cladistic analysis of Conifers: preliminary results // J. Arnold Arb. 1987. Vol. 68. P. 269—307.

Le Page B. A. Coniferophytes // R. Singer (ed.). Encyclopaedia of Paleontology. Chicago; London, 1999. Vol. 51. P. 1069—1075.

SUMMARY

On the base of data on amino acid composition of seeds and their mathematical treatment, the estimation of similarity / dissimilarity degree between *Pinaceae* taxa. Studies were seeds of 56 species of 10 genera: *Abies*, *Cedrus*, *Hesperopeuce*, *Keteleeria*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudolarix*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*. The amino acid composition in *Pinaceae* is characterized by high content of arginine (up to 23.5 % in *Pinus elliothii*), that is maximum for seed plants, and by rather high content of glutamine acid (up to 21.9 % in *Pseudolarix amabilis*). The content of the other amino acids is lower. The analysis of the correlative closeness of the 12 genera and subgenera of the family by means of the Euclidean distances has demonstrated its dissimilar character. The calculation of the generalized statistical distance and Hierarchical Cluster Analysis have revealed closely located groups of taxa: *Hesperopeuce—Tsuga*, *Abies—Keteleeria*, *Larix—Pseudotsuga*. *Cedrus* is relatively isolated from the other taxa. *Pinus* s. l. has demonstrated a strongly pronounced heterogeneity: the subgenera *Pinus* and *Strobus* are much more distinct from each other, than from traditional genera (*Cedrus*, *Tsuga* and others). The most specific and isolated from the other genera is *Pseudolarix*.

УДК 581.483 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 12

© Н. К. Котеева, И. М. Кравкина

СТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В КЛЕТКАХ СЕМЕНИ *TULIPA TARDA* (*LILIACEAE*) В ПРОЦЕССЕ ДОРАЗВИТИЯ ПРИ ХОЛОДНОЙ И ТЕПЛОЙ СТРАТИФИКАЦИИ. 2. ЭНДОСПЕРМ

N. K. KOTEYEVA, I. M. KRAVKINA. STRUCTURAL CHANGES OF SEED CELLS IN *TULIPA TARDA* (*LILIACEAE*) DURING EMBRYO DEVELOPMENT UNDER COLD AND WARM STRATIFICATION. 2. ENDOSPERM

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: knouria@mail.ru
Поступила 26.12.2005
Окончательный вариант получен 05.06.2007

Изучены изменения структуры клеток эндосперма семени *Tulipa tarda* в процессе доразвития зародыша в условиях теплой и холодной стратификации. Уже после 24 ч замачивания в клетках эндосперма изменяются структура ядерного аппарата, хондриома и форма липидных включений. Через 72 ч структура клеток эндосперма свидетельствует об активизации метаболизма, практически не различаясь в тепле и в холоде. В условиях холодной стратификации через 20—25 дней наблюдается развитие белоксинтезирующего аппарата. В тепле на этой стадии структурные признаки указывают на низкую активность метаболических процессов; в дальнейшем до окончания эксперимента изменений в структуре эндосперма не наблюдается. Через 40—50 дней в условиях холодной стратификации отмечаются первые признаки активной мобилизации запасных веществ эндосперма. Изменения затрагивают вначале белковые тела: их размеры увеличиваются, матрикс просветляется. Прослеживаются изменения и в структуре клеточных стенок эндосперма. Форма липидных включений варьирует, заметных изменений их количества не обнаружено. Обсуждается влияние условий стратификации семени *T. tarda* на динамику изменения структуры клеток эндосперма в связи со стадиями доразвития зародыша.

Ключевые слова: покой, низкие температуры, стратификация, семя, эндосперм, ультраструктура, *Tulipa tarda*.

Основная функция эндосперма — обеспечение зародыша питательными веществами как во время эмбриогенеза, так и при прорастании семени (Costa et al., 2004). Благодаря пищевой и экономической ценности эндосперма наибольшее внимание исследователей привлечено к проблеме синтеза и внутриклеточной локализации его запасных веществ (Costa et al., 2004). В последние годы исследования концентрируются на изменениях, происходящих с клетками в микропилярной об-

ласти эндосперма, которые способствуют выходу корня при прорастании семени (Bewley, 1997; Serrato-Valenti et al., 2000). Гораздо меньше работ посвящено процессам утилизации эндосперма во время прорастания семян (Bethke et al., 1998). Неясно, получает ли зародыш питательные вещества, мобилизованные эндоспермом, пассивно, координируется ли эта мобилизация развивающимся зародышем или зародышем и эндоспермом одновременно (Lopes, Larkins, 1993). Ультраструктура клеток эндосперма была изучена на ограниченном числе объектов, в основном имеющих экономическую ценность (Campbell et al., 1981; DeMason et al., 1983). Структурные изменения в клетках эндосперма при прорастании семени, насколько нам известно, прослежены лишь у семян салата (Jones, 1974; Psaras, 1984). Структурные изменения изучались в запасающих клетках семядолей в процессе перехода от запасающей к фотосинтетической функции при прорастании семени (Toyooka et al., 2001; Voznesenskaya et al., 2004).

Нам не удалось найти данных о динамике ультраструктуры клеток эндосперма в процессе доразвития зародыша и о прорастании семян с разными типами морфофизиологического покоя. В данном исследовании мы опирались на предположение, что доразвитие и прорастание зародыша в значительной мере обусловлены коррелятивными взаимодействиями тканей зародыша и эндосперма (Хашес, Юрковская, 1966; Hepher, Roberts, 1985; Поздова и др., 1998, 2003). Ранее нами были опубликованы результаты изучения изменения структуры эпидермальных клеток семядоли зародыша *Tulipa tarda* в процессе доразвития в условиях теплой и холодной стратификации. Целью данного исследования было изучение изменений ультраструктуры клеток эндосперма этого вида в связи с прохождением определенных этапов доразвития зародыша семени в условиях холодной и теплой стратификации.

Материал и методика

Семена *Tulipa tarda* Stapf (тюльпана позднего) были собраны 17 VII 2003 с растений, произрастающих в открытом грунте Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, С.-Петербург. Отслеживался процесс доразвития зародышей и происходившие в них структурные изменения в тепле при температуре +22 ± 1 °С и в холоде при температуре +3 ± 1 °С, которая является оптимальной для данного вида. Доразвитие зародышей при холодной стратификации происходило за 55—70 дней. В контрольном варианте у семян, выдержанных 20—25 дней при +22 °С, рост зародышей прекращался; их длина при этом достигала 1/2—2/3 от окончательных размеров. Эксперименты были проведены в 4 повторностях.

Фиксация эндосперма *T. tarda* для проведения электронно-микроскопических исследований была проведена на следующих стадиях: сухое семя, семя после 24 ч замачивания в тепле, на начальной стадии доразвития зародыша после 72 ч стратификации семени в холоде и в тепле и далее через каждые 10 дней, отсчитывая с момента переноса в тепло и холод, до завершения доразвития (55—70 дней). Для удобства описания в тексте сроки фиксаций приводятся без упоминания о длительности замачивания. Для фиксации вырезали кусочки эндосперма размером 1 × 2 мм на максимальном удалении от микропилярного конца, на расстоянии 1 мм от краев семени и от эндоспермальной полости. Материал фиксировали 24 ч при температуре +3 °С в смеси 2%-х растворов глутаральдегида и параформальдегида в 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.4); постфиксацию проводили в 2%-м растворе четырехокиси осмия на фосфатном буфере (pH 8.0) в продолжении 10—12 ч. Фиксированный материал обезвоживали в серии спирта и ацетона и заливали в смесь

эпоксидных смол Spurr's или Эпон-Аралдит. Ультратонкие срезы контрастировали на электронно-микроскопических сетках уранилацетатом и цитратом свинца в течение 5—10 мин. Срезы изучали и фотографировали под трансмиссионным электронным микроскопом Hitachi-600.

Результаты исследования

Эндосперм сухого семени. Эндосперм семени *T. tarda* многослойный, полностью окружает зародыш. Он состоит из сходных по структуре, живых, содержащих ядро клеток. Клеточная оболочка гомогенная, значительно утолщенная (12—30 мкм), за исключением области простых пор с многочисленными плазмодесмами (табл. I, *1*). Ядро клеток эндосперма лопастное, занимает центральное положение. Хроматин конденсированный, нуклеоплазма электронно-плотная (табл. I, *2*). Митохондрии округлые с просветленным матриксом и немногочисленными узкими кристами; в матриксе часто встречаются интрамитохондриальные гранулы (табл. I, *3*). Пластиды с плотной стромой, практически лишены мембранной системы и включений. Органеллы обычно располагаются в центральной (около ядра) или реже в периферической частях клетки. Эндоплазматический ретикулум представлен короткими цистернами гранулярного типа (ГЭР), нередко собранными в стопки из 4—8 прилегающих друг к другу цистерн и ассоциированными с липидными каплями (табл. I, *4*). Плазмалемма плотно прилегает к клеточной стенке.

Клетки эндосперма сухого семени *T. tarda* содержат ограниченные мембраной белковые тела (БТ) сферической формы (табл. I, *2—4*). Их диаметр варьирует от 1.5 до 3.0 мкм. Они заполняют основной объем (более 70 %) цитоплазмы клеток эндосперма. Матрикс БТ аморфный, его электронная плотность у БТ одной клетки различается. В БТ встречаются кристаллические глобоиды (табл. I, *4*).

В цитоплазме наблюдается большое количество липидных включений (около 20 % от общего объема клетки), форма которых варьирует. Их слой плотно прилегает к плазмалемме и БТ. На поперечном срезе липидные включения, окружающие БТ, округлой формы. При этом на скользящих поверхностных срезах отчетливо видно, что они представляют собой не сферические, а удлиненные (червеобразные) образования, облегающие поверхность БТ (табл. I, *3*). Иногда в цитозоле встречаются более крупные липидные включения сферической или неправильной формы, которые в ряде случаев окружены со стороны цитоплазмы элементами ГЭР (табл. I, *4*).

Эндосперм семени через 24 ч замачивания. Очертания ядра клеток эндосперма становятся более округлыми; доля конденсированного хроматина в них заметно снижается (табл. I, *5*). Матрикс митохондрий уплотненный, кристы разбухшие. По визуальной оценке изменения числа органелл в исследуемых клетках не наблюдается. В цитоплазме, преимущественно по периферии клетки, часто встречаются чашевидные цистерны (на поперечных срезах они имеют вид замкнутых колец), ограниченные мембраной и заполненные осмиофильным веществом такой же плотности, как и липидные включения цитоплазмы (табл. I, *6*). Плазмалемма плотно прилегает к клеточной стенке.

Эндосперм семени через 72 ч холодной и теплой стратификации. Ядра слаболопастные, в них преобладает диффузный хроматин; на срезе обычно видны 1—2 ядрышка, около половины объема которых занимает гранулярный компонент (табл. II, *1*). По визуальной оценке возрастает число митохондрий; они образуют

скопления, система крист более развита (табл. II, *2*). Отдельные цистерны ГЭР выявляются достаточно редко. Плазмалемма становится слабо извилистой. БТ округлой формы; плотность их матрикса незначительно различается. Липидные включения в цитозоле в основном представлены изогнутыми удлиненными образованиями (табл. II, *2*, *3*). Липидные включения, прилегающие к БТ, выглядят сферическими на поперечных срезах (отмечены стрелками, табл. II, *3*), но на скользящих срезах ясно видно, что они представляют собой удлиненные червеобразные структуры, оплетающие БТ (отмечены головками стрелок, табл. II, *3*). Необходимо отметить неоднородность клеток эндосперма, проявляющуюся, в частности, в варьировании числа и размеров липидоподобных образований разной формы.

Эндосперм семени через 20—25 дней теплой стратификации. Структура органелл клеток эндосперма свидетельствует об их неактивном состоянии. До 90 % площади ядрышек занимает фибриллярный компонент (табл. II, *4*). Цистерны ГЭР встречаются редко. До окончания эксперимента значительных изменений в размерах и структуре органелл и включений в клетках эндосперма не наблюдалось.

Эндосперм семени через 20—25 дней холодной стратификации. В клетках эндосперма отмечается повышенная активность ядрышкового аппарата: размеры ядрышек увеличиваются, гранулярный компонент преобладает (табл. II, *5*). Рибосомы преимущественно организованы в полисомы. ГЭР представлен отдельными короткими цистернами, часто располагающимися вблизи БТ. В пластидах начинает развиваться мембранная система, которая состоит из 2—4 одиночных тилакоидов (табл. II, *6*). Митохондрии многочисленные, образуют скопления, система крист развита (табл. II, *6*). Значительных визуальных изменений в структуре и количестве запасных веществ не наблюдается. При этом содержание липидных включений в цитоплазме и электронная плотность БТ заметно варьируют в разных клетках.

Эндосперм семени через 40—50 дней теплой стратификации. Значительных изменений в структуре клеток эндосперма по сравнению с предыдущей стадией не происходит. Большая часть БТ имеет плотный аморфный матрикс (табл. III, *1*).

Эндосперм семени через 40—50 дней холодной стратификации. В клетках эндосперма наблюдаются просветление матрикса БТ и значительное увеличение их размеров (до 4—5 мкм), в результате чего они часто соприкасаются друг с другом (табл. III, *2*). Расстояние между отдельными липидными включениями обкладки БТ увеличивается. Липидные включения в цитозоле сохраняют червеобразную извилистую форму (табл. III, *3*). Описанные выше чашевидные цистерны изменяют свою форму за счет неравномерного заполнения просвета цистерны осмиофильным липидоподобным веществом (табл. III, *3*). На этой стадии начинаются изменения в структуре клеточной стенки. На одном срезе у разных клеток можно проследить последовательность этих изменений. Вначале просветляется узкий слой клеточной стенки, прилегающий к плазмалемме (табл. III, *4*), затем просветленные участки неравномерно утолщаются в сторону срединной пластинки. В результате этот слой клеточной стенки приобретает гребневидную форму (табл. III, *5*, *6*). В периферической части цитоплазмы наблюдается значительное число крупных электронно-прозрачных пузырьков, часть из них сливается с плазмалеммой (табл. III, *4*).

Эндосперм семени через 55—70 дней холодной стратификации. Структура клеток эндосперма практически не изменяется по сравнению с предыдущей стадией. Ядро лопастное, с преобладанием диффузного хроматина. Ядрышки крупные, бóльшую часть их объема занимает гранулярный компонент. Цитоплазматические органеллы располагаются в основном около ядра и в пристенном про-

странстве клетки. Митохондрии многочисленные, округлые, с хорошо развитой системой крист. Пластиды содержат 2—4 одиночных тилакоида. На этой стадии продолжается просветление участков клеточной стенки, прилегающих к плазмалемме (табл. III, *7*). У большей части исследованных клеток матрикс БТ аморфный, просветленный, содержащий кристаллические глобоиды. Часто соседние БТ в результате увеличения их размеров соприкасаются и сливаются (табл. III, *8*). У них сохраняется, хотя и не столь плотная, обкладка из липидных образований удлиненной формы. Степень просветления БТ и плотность клеточных стенок варьируют у клеток эндосперма. Однако закономерности в распределении этих клеток, различающихся по степени мобилизации запасных веществ, не обнаруживается.

Обсуждение результатов

Изучение ультраструктуры клеток эндосперма зрелого сухого семени *Tulipa tarda* показало, что основными запасными веществами эндосперма являются белки и липиды, накапливающиеся в цитозоле, а также полисахариды клеточной оболочки. Высокое содержание липидов и белков обычно для эндосперма большинства покрытосеменных растений; синтез крахмала происходит у меньшего числа таксонов, включая однодольные растения (Costa et al., 2004).

Белки в клетках эндосперма *T. tarda* запасаются в виде белковых тел, ограниченных мембраной. Накопление запасных белков в обособленной клеточной структуре является адаптивным признаком, поскольку предотвращает воздействие на них ферментов, ответственных за метаболизацию белков. Благодаря такой изоляции облегчается упаковка белков с одинаковыми биохимическими свойствами. Кроме того, белки оказываются в относительно негидративных условиях, что облегчает обезвоживание семени (Lopes, Larkins, 1993). Согласно литературным данным, белковые тела могут быть полностью аморфными или содержать субдомены, состоящие из белкового матрикса, белкового кристаллоида, включений фитина и интравакуолярных включений, возникших в результате автофагии (Herman, Larkins, 1999). У *T. tarda* белковые тела аморфные, с немногочисленными включениями в виде кристаллических глобоидов, структура которых полностью аналогична описанной для включений, состоящих из фитина (Steward et al., 1988; Prego et al., 1998).

Форма липидных включений клеток эндосперма *T. tarda* варьирует. Их слой плотно прилегает к плазмалемме и белковым телам. На поперечных срезах липидные образования, окружающие БТ, имеют округлую форму. При этом на скользящих поверхностных срезах БТ отчетливо видно, что эти липидные образования представляют собой не сферические, а удлиненные червеобразные образования, плотно облегающие поверхность БТ. Согласно литературным данным, липидные включения клеток эндосперма чаще всего упакованы в дискретные органеллы — липидные капли (олеосомы, сферосомы) и состоят из триацилглицеролов, окруженных одним слоем мембраны (Lopes, Larkins, 1993). Плотное прилегание липидных капель к белковым телам и плазмалемме — довольно распространенное явление (Villiers, 1971; Jones, 1974; Prego et al., 1998). Однако в настоящем исследовании показано, что у *T. tarda* липидные включения, облегающие БТ, представляют собой не сферические капли, а удлиненные образования.

Для клеток алейронового слоя зерновки ячменя была предложена следующая модель строения комплекса БТ и липидной обкладки. БТ у этого растения являются производными эндоплазматического ретикулума (ЭР). Липидные капли также формируются ЭР, но между двумя слоями его мембраны, вследствие чего оказыва-

ются окруженными монослойной мембраной. Согласно современным представлениям, олеосомы плотно прилегают к белковым телам, а монослой мембраны вокруг них сливается с наружным липидным слоем мембраны белкового тела. Подтверждением такой модели строения считается отсутствие остатков («привидений») липидных капель после начала утилизации липидов (Bethke et al., 1998). Мы не обнаружили четких картин связи липидных капель с ЭР или мембраной белковых тел, хотя на всех стадиях доразвития липидные включения плотно прилегают к белковым телам эндосперма семени *T. tarda*, и после начала мобилизации липидов во время прорастания семени остатков липидных капель не наблюдается.

Для эндосперма *T. tarda* характерно наличие значительно утолщенных модифицированных вторичных клеточных стенок. Известно, что клеточные стенки эндосперма и/или семядолей содержат запасные полисахариды, такие как маннаны, ксилоглюканы и галактаны. Считается, что накопление полисахаридов в клеточных стенках семени мультифункционально; в частности, полисахариды обладают не только запасающей функцией, но и придают семени твердость и поддерживают водный баланс на стадиях развития, покоя и прорастания семени. В зависимости от соотношения содержания разных компонентов полисахаридов преобладает одна из этих функций (Buckeridge et al., 2000).

В процессе исследования нами были обнаружены различия в структуре разных клеток эндосперма одного семени. Эти различия касаются числа и формы липидных включений в цитоплазме, а также электронной плотности БТ. При этом на разных сроках доразвития зародыша клетки эндосперма могут различаться по степени мобилизации запасных веществ. Показано, что такая неоднородность в структуре клеток эндосперма, описанная для зерновок ячменя, коррелирует с концентрацией запасных веществ, в частности белков и глюканов (Chandra et al., 1999). Неравномерность распределения запасных веществ в разных клетках эндосперма оказывает значительное влияние на их распад и утилизацию, а также на распределение воды в эндосперме во время прорастания семени (Chandra et al., 1999). В эндосперме семян *Phacelia tanacetifolia* наблюдается закономерность в распределении клеток, различающихся по структуре, при этом наружные слои клеток эндосперма содержат большее число БТ. Утилизация запасных веществ при прорастании семени начинается именно в наружных слоях эндосперма (Serrato-Valenti et al., 1998). Зональность в строении эндосперма, которая определяется структурой клеток и характером распределения запасных веществ, наблюдалась у ряда семян с морфофизиологическим покоем (Бутузова, 1999). Кроме того, встречается и гомогенный эндосперм, состоящий из структурно-однородных клеток, например у семян *Phoenix dactylifera* (DeMason et al., 1983).

Для клеток эндосперма семени *T. tarda*, как и для клеток его зародыша (Кравкина, Котеева, 2005), показана быстрая реакция ультраструктуры на замачивание. Уже после 24 ч замачивания на начальных стадиях доразвития зародыша наблюдаются структурные изменения в тканях зародыша и клетках эндосперма, хотя в последних в меньшей степени. В дальнейшем и в тепле, и в холоде происходит удлинение зародыша за счет роста клеток. В обоих условиях стратификации структура клеток эндосперма изменяется одинаково, что, вероятно, связано с увеличением содержания воды в семени. Такая же реакция тканей семени на замачивание была показана для *Phacelia tanacetifolia*, прорастание семян которых ингибируется светом. Первые стадии реактивации метаболизма у этих семян также не зависят от условий стратификации (Serrato-Valenti et al., 1998).

В условиях теплой стратификации рост зародыша *T. tarda* приостанавливается на стадии 20—25 дней. Начиная с этой стадии, значительных изменений в структу-

ре клеток эндосперма не происходит. В условиях холодной стратификации на стадии 20—25 дней в клетках эндосперма наблюдается развитие системы крист в митохондриях и тилакоидов в пластидах, а также белоксинтезирующего и ядрышкового аппаратов. В дальнейшем на стадии 40—50 дней, соответствующей началу пролиферации клеток зародыша, появляются первые структурные признаки мобилизации запасных веществ эндосперма. Изменения затрагивают сначала БТ, у которых просветляется матрикс и увеличиваются размеры. Для большинства исследованных видов характерна такая же схема утилизации БТ, включающая в себя разрежение их матрикса, увеличение размеров, слияние БТ и в результате образование прозрачной вакуоли (Bethke et al., 1998). Структурные изменения клеток эндосперма касаются и клеточных стенок, просветление которых начинается с внутреннего слоя, прилегающего к плазмалемме. Утилизация эндосперма протекает достаточно медленно вплоть до окончания доразвития зародыша. Необходимо отметить неравномерность описанных процессов у разных клеток эндосперма.

Значительных изменений в содержании липидов в клетках эндосперма *T. tarda* во время доразвития зародыша в холоде не отмечено. Для семядолей зародыша *Corylus avellana* показано, что мобилизация запасных липидов начинается во время холодной стратификации, прерывающей покой семян, и предшествует прорастанию зародыша. Однако бóльшая часть липидов используется на стадии прорастания семени (Li, Ross, 1990). Интересно отметить, что у *C. avellana* мобилизация фитина (который откладывается в БТ в виде кристаллических глобоидов) также является быстрым ответом на воздействие холода (Andriotis et al., 2005). Исследуя воздействие условий стратификации на структуру клеток эндосперма во время доразвития зародыша семени *T. tarda* мы не выявили динамики в структуре кристаллических глобоидов БТ. Таким образом, начало утилизации запасных липидов и фитина у семян *T. tarda* не инициируется низкими температурами, а, возможно, связано с физиологическим состоянием семени.

В отличие от процесса накопления запасных веществ во время созревания семени механизм их быстрого разрушения, транспорта и использования изучен недостаточно, хотя было идентифицировано большое число ферментов, ответственных за их быстрый гидролиз во время прорастания (Toyooka et al., 2000). Так, белковые тела семян служат как для запасания белков, так и в качестве литических компартментов. Они содержат, в частности, различные кислые гидролазы, включая гликозидазы, фосфатазы, фосфолипазы и нуклеазы (Herman, Larkins, 1999) и даже протеазы. Имеются сведения о способности клеток эндосперма семян продуцировать гидролитические ферменты, необходимые для гидролиза запасных веществ во время прорастания. Такой вывод был сделан на основании изучения структурных перестроек в клетках эндосперма семян салата на ранних стадиях прорастания (Jones, 1974). В клетках эндосперма *T. tarda* также отмечается развитие белоксинтезирующего и ядрышкового аппарата на стадии, предшествующей началу мобилизации запасных веществ (20—25 дней холодной стратификации), и картины слияния пузырьков с плазмалеммой (40—50 дней холодной стратификации), что можно считать признаками синтеза и транспорта ферментов. В литературе описан пример, когда структурные предпосылки для белкового синтеза отсутствовали у клеток эндосперма семян финиковой пальмы, однако у них возрастает аэробное дыхание во время набухания семени, что предполагает наличие иных механизмов мобилизации резервов эндосперма (DeMason et al., 1983). Согласно современным представлениям, одни и те же клетки, синтезирующие и накапливающие большие количества запасных веществ, в определенных условиях полностью инвертируют эти процессы и быстро гидролизуют те же вещества во время прорастания. Механизмы,

которые деактивируют одни гены и активируют другие, управляющие этой фундаментальной инверсией, остаются в основном неизвестными (Lopes, Larkins, 1993).

Таким образом, исследование динамики ультраструктуры клеток эндосперма на разных стадиях доразвития зародыша показало, что в клетках эндосперма *T. tarda* возможен синтез гидролитических ферментов de novo. Структурные признаки его активизации отмечаются только в условиях холодной стратификации на стадии, предшествующей началу мобилизации запасных веществ (20—25 дней). Первые признаки мобилизации запасных веществ эндосперма проявляются на стадии доразвития зародыша, соответствующей пролиферации клеток семядоли (40—50 дней). Длина зародыша на этой стадии сопоставима с длиной зародыша при 20—25 днях теплой стратификации, когда прекращаются ростовые процессы (Кравкина, Котеева, 2005). Все это указывает на несомненную связь между началом мобилизации резервов эндосперма и пролиферативными процессами в семядоли зародыша. Последнее частично подтверждает высказанное ранее предположение о «переключении» метаболизма зародыша на использование веществ эндосперма в ходе доразвития при оптимальных температурах (Поздова и др., 2003). Однако на основании анализа имеющихся литературных данных и полученных нами результатов в настоящее время затруднительно судить о направленности регуляторных процессов, участвующих в доразвитии зародыша семени *T. tarda*. Так, неизвестна природа сигнала (скорее всего, температуро-зависимого), активизирующего мобилизацию запасных веществ эндосперма. Согласно современным представлениям, начало синтеза гидролаз и мобилизация резервов эндосперма контролируются сигналами гормональной природы (гиббереллины) (Hepher, Roberts, 1985), которые поступают от зародыша (Kaneko et al., 2003). В то же время для *T. tarda* влияние гиббереллина на процессы доразвития и прорастания семени не выявлено (Николаева, Разумова, 1978). Также недостаточно сведений для понимания координирующей роли структур семени в процессе доразвития зародыша. В частности, остается неясным, с чем связано прекращение роста зародыша — с нарушением мобилизации или транспорта запасных веществ эндосперма либо с отсутствием активации ферментативной системы самого зародыша (и соответственно с отсутствием «запроса» ткани-акцептора). Нужно учитывать при этом, что в условиях теплой стратификации, во-первых, запасы клеток семядолей зародыша остаются значительными даже через 30 дней после прекращения роста зародыша (Кравкина, Котеева, 2005) и, во-вторых, интенсивное потребление запасных веществ эндосперма отмечается лишь на завершающих стадиях доразвития зародыша семени *T. tarda*. Все это позволяет предположить более значимую роль тканей зародыша в регуляции процессов доразвития. Возможно, планируемые авторами дальнейшие экспериментальные исследования процессов доразвития, выхода из покоя и прорастания семени *T. tarda* с использованием физиологических, биохимических и гистохимических методов позволят более определенно судить о взаимном участии структур семени в процессе доразвития зародыша семени с глубоким сложным морфофизиологическим типом покоя.

Благодарности

Авторы благодарят М. В. Баранову за предоставленные для исследования семена *Tulipa tarda*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49494).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бутузова О. Г. Формирование семени в связи с явлением доразвития зародыша на примере семейства *Ranunculaceae* Juss.: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. 250 с.

Кравкина И. М., Котеева Н. К. Структурные изменения в клетках семени *Tulipa tarda* (*Liliaceae*) в процессе доразвития при холодной и теплой стратификации. I. Эпидерма семядоли зародыша // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 12. С. 24—36.

Николаева М. Г., Разумова М. В. О влиянии температуры и ростовых веществ на прорастание семян тюльпана // Бюл. Гл. бот. сада. 1978. Вып. 86. С. 73—75.

Поздова Л. М., Бутузова О. Г., Титова Г. Е. Развитие зародыша в семенах с морфофизиологическим типом покоя на примере *Aconitum soongaricum* (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 11. С. 63—74.

Поздова Л. М., Титова Г. Е., Бутузова О. Г. Особенности формирования и прорастания семян с морфофизиологическим типом покоя // Матер. Третьей Междунар. конф. «Биологическое разнообразие. Интродукция растений». СПб., 2003. С. 350—352.

Хашес Ц. М., Юрковская Н. С. Физиолого-биохимические изменения в семенах ясеня обыкновенного при стратификации // Рост и устойчивость растений. Киев, 1966. С. 68—74.

Andriotis V. M. E., Smith S. B., Ross J. D. Phytic acid mobilization is an early response to chilling of the embryonic axes from dormant oilseed of hazel (*Corylus avellana*) // J. Exp. Bot. 2005. Vol. 56. N 412. P. 537—545.

Bethke P. C., Swanson S. J., Hillmera S., Jones R. L. From storage compartment to lytic organelle: the metamorphosis of the aleurone protein storage vacuole // Ann. Bot. 1998. Vol. 82. P. 399—412.

Bewley J. D. Breaking down the walls — a role for endo-β-mannanase in release from seed dormancy // Trends Plant Sci. 1997. Vol. 2. N 12. P. 464—469.

Buckeridge M. S., Santos H., Aurélio M., Tiné S. Mobilization of storage cell wall polysaccharides in seeds // Plant Physiol. Biochem. 2000. Vol. 38. N 1/2. P. 141—156.

Campbell W. P., Lee J. W., O'Brien T. B., Smart M. G. Endosperm morphology and protein body formation in developing wheat grain // Aust. J. Plant Physiol. 1981. Vol. 18. N 1. P. 5—19.

Chandra G. C., Proudlove M. O., Baxter E. D. The structure of barley endosperm — an important determinant of malt modification // J. Sci. Food Agric. 1999. Vol. 79. P. 37—46.

Costa L. M., Gutierrez-Marcos J. F., Dickinson H. G. More than a yolk: the short life and complex times of the plant endosperm // Trends Plant Sci. 2004. Vol. 9. N 10. P. 507—514.

DeMason D. A., Sexton R., Grant Reid J. S. Structure, composition and physiological state of the endosperm of *Phoenix dactylifera* L. // Ann. Bot. 1983. Vol. 52. N 1. P. 71—80.

Hepher A., Roberts J. A. The control of seed germination in *Trollius ledebouri*: the breaking of dormancy // Planta. 1985. Vol. 166. N 3. P. 314—320.

Herman E. M., Larkins B. A. Protein storage bodies and vacuoles // Plant Cell. 1999. Vol. 11. P. 601—613.

Jones R. L. The structure of the lettuce endosperm // Planta. 1974. Vol. 121. N 2. P. 133—146.

Kaneko M., Itoh H., Inukai Y. et al. Where do gibberellin biosynthesis and gibberellin signaling occur in rice plants? // Plant Journ. 2003. Vol. 35. P. 104—115.

Li L., Ross J. D. Lipid mobilization during dormancy breakage in oilseed of *Corylus avellana* // Ann. Bot. 1990. Vol. 66. N 5. P. 501—505.

Lopes M. A., Larkins B. A. Endosperm origin, development, and function // Plant Cell. 1993. Vol. 5. P. 1383—1399.

Prego I. A., Maldonado S., Otegul M. Seed structure and localization of reserves in *Chenopodium quinoa* // Ann. Bot. 1998. Vol. 82. P. 481—488.

Psaras G. On the structure of lettuce (*Lactuca sativa* L.) endosperm during germination // Ann. Bot. 1984. Vol. 54. N 2. P. 187—194.

Serrato-Valenti G., Cornara L., Modenesi P. et al. Structure and histochemistry of embryo envelope tissues in the mature dry seed and early germination of *Phacelia tanacetifolia* // Ann. Bot. 2000. Vol. 85. P. 625—634.

Serrato-Valenti G., Mariotti M. G., Cornara L., Corallo A. A histological and structural study of *Phacelia tanacetifolia* endosperm in developing, mature, and germinating seed // Int. J. Plant Sci. 1998. Vol. 159. N 5. P. 753—761.

Steward A., Nield H., Lott J. N. A. An investigation of the mineral content of barley grains and seedlings // Plant Physiol. 1988. Vol. 86. N 4. P. 93—97.

Toyooka K., Okamoto T., Minamikawa T. Mass transport of proform of a KDEL-tailed cysteine proteinase (SH-EP) to protein storage vacuoles by endoplasmic reticulum-derived vesicle is involved in protein mobilization in germinating seeds // J. Cell Biol. 2000. Vol. 148. N 3. P. 453—463.

Toyooka K., Okamoto T., Minamikawa T. Cotyledon cells of *Vigna mungo* seedlings use at least two distinct autophagic machineries for degradation of starch granules and cellular components // J. Cell Biol. 2001. Vol. 154. N 5. P. 973—982.

Villiers T. A. Cytological studies in dormancy. I. Embryo maturation during dormancy in *Fraxinus excelsior* // New Phytol. 1971. Vol. 70. P. 751—760.

Voznesenskaya E. V., Franceschi V. R., Edwards G. E. Light-dependent development of single cell C_4 photosynthesis in cotyledons of *Borszczowia aralocaspica* (*Chenopodiaceae*) during transformation from a storage to a photosynthetic organ // Ann. Bot. 2004. Vol. 93. P. 187—197.

SUMMARY

The structural changes in endosperm cells of *Tulipa tarda* seeds during embryo development were studied under cold and warm stratification. As early as after 24 h of imbibition, the structure of the nuclear apparatus, chondriom and lipid bodies changed. After 72 h of stratification, the structure of the endosperm cells in cold and warm does not differ, to confirm the metabolism activation. After 20—25 days of cold stratification, a strong development of protein-synthesis apparatus is observed. Under warm conditions, structural changes did not occur till the end of the experiment. After 40—50 days of cold stratification, initial evidences of active reserve mobilization appeared in the endosperm. First, the structure of protein bodies changed, their size increased, the matrix was clarified. Modifications of the cell wall structure also can be traced. The forms of lipid inclusions varied, their volume density did not change. The effect of stratification conditions to the structural dynamics of the endosperm cells in *T. tarda* seeds is discussed in the context of embryo development stages.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.33(925.16)

© Н. А. Константинова

НОВЫЙ ДЛЯ РОССИИ РОД *ANASTREPTA* (*LOPHOZIACEAE*, *HEPATICAE*)

N. A. KONSTANTINOVA. THE GENUS *ANASTREPTA* (*LOPHOZIACEAE*, *HEPATICAE*), NEW TO RUSSIA

Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН
184256 Кировск, Мурманская область
Факс (81531) 51436
E-mail: nadya_k@aprec.ru
Поступила 14.02.2007

Дается описание нового для России монотипного рода *Anastrepta* (Lindb.) Schiffn., найденного в Хамар-Дабане (Южное Прибайкалье). Обсуждаются особенности экологии и распространения.

Ключевые слова: Байкальский заповедник, Южное Прибайкалье, *Anastrepta*, реликт, *Hepaticae*, морфология, распространение.

В 2001 г. в ходе изучения печеночников Байкальского заповедника был обнаружен новый для России вид *Anastrepta orcadensis* (Hook.) Schiffn. Печеночник найден на северном макросклоне хр. Хамар-Дабан, на северном берегу оз. Черное (51°23′ с. ш., 105°13′33″ в. д., высота 1220 м над ур. м.) на выступе валуна среди крупнокаменистой россыпи, поросшей кедровым стлаником. Образец (№ 59-2-01, KPABG) представляет собой плотный ковер, образованный этим видом без примеси других печеночников. Большинство растений в образце имеют многочисленные выводковые почки, расположенные пурпурно-красными кучками на верхушках листьев. Андроцеи, гинецеи, периантии и спорогоны не обнаружены.

На территории бывшего СССР монотипный род *Anastrepta* был известен только для 2 точек из Карпат (Зеров, 1964). Вид имеет дизъюнктивное распространение и приурочен к приокеаническим окраинам Европы, горам юго-восточной Азии, севера западной Америки и Гималаям (рис. 1). Выявленное местонахождение его в Сибири находится в значительном отрыве от ближайших точек в Азии. Вид является как таксономическим (крайне обособленный монотипный род, практически утративший способность к половому размножению: спорогоны известны по одному-двум образцам), так и географическим (крайне дизъюнктивное распространение) реликтам.

Поскольку вид для России не указывался, описание его в нашей литературе отсутствует. Ниже приводится детальная характеристика вида на основе собранного образца и литературных данных (приводятся в квадратных скобках). В частности, характеристика генеративных органов (андроцеев, гинецеев, периантиев и спорогонов), отсутствующих в нашем образце, дается по работам K. Mueller (1911) и J. Paton (1999). В целом растения из Хамар-Дабана имеют характерный для вида облик, но отличаются сравнительно небольшими размерами, которые тем не менее вписываются в рамки известной изменчивости вида.

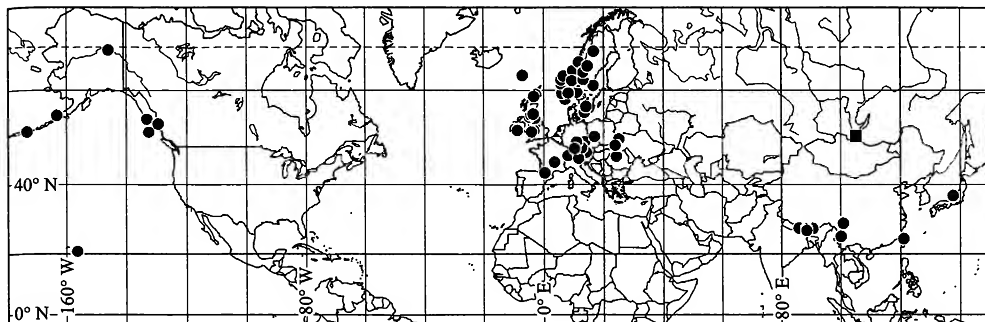


Рис. 1. Распространение *Anastrepta orcadensis* (Hook.) Schiffn. по Schofield, W. B. and H. A. Crum (1972) и Damsholt (2002) с добавлениями и уточнениями автора.

Кружками обозначены известные ранее местонахождения, квадратом — выявленное нами местонахождение.

Anastrepta orcadensis (Hook.) Schiffn. (*Jungermannia orcadensis* Hook.)

Растения (прямостоячие) или стелющиеся, образующие плотные темно-зеленые до светло-коричневых и коричневато-зеленых ковриков или встречающиеся рассеянно в куртинах других мохообразных, нередки верхушки растений красновато-окрашенные, 1.5—3 [до 8—12] см дл., облиственный стебель (0.6)—2.2 [3.5] мм шир. Ризоиды бесцветные, короткие, многочисленные. Ветвление брюшное интеркалярное, растения на верхушке нередко утончающиеся с несколько видоизмененными от почкования листьями. Брюшной сегмент широкий, в 3—5 клеток шир., несущий амфигастрии, которые быстро опадают, но почти всегда имеются близ верхушек побегов, амфигастрии очень мелкие, до 100 мкм дл., однорядные или чаще в основании в 2—4 клетки шир. на протяжении 2— 4 клеток, однорядное окончание 2—4 клетки, иногда представляют собой 2—3 однорядных реснички, соединенных в основании. Стебель на поперечном срезе широко эллипсоидальный в 12—14 клеток толщ., 280—350 [450] мкм шир. и до 260 мкм выс., с четко выраженными клетками коры, образованной 2—3 рядами более мелких клеток 11—15 × 14—18 (20) мкм, с равномерно утолщенными, толстостенными коричневыми или бурыми стенками, клетки сердцевины заметно более крупные, 20—24 × 25—28 мкм, с бесцветными тонкими стенками и угловыми утолщениями. Листья густо расположенные, косо прикрепленные, с низбегающим передним краем, сильно вогнутые в основании, вверх направленные, обращенные на спинную сторону, неправильной формы, с сильно выпуклой передней частью, широко отогнутым задним краем, передний край отогнут менее сильно, иногда с большим или меньшим зубцом при основании, ширина листа обычно превышает длину или равна ей: 0.57—0.95 × 0.49—0.75 мм [до 1.8 × 1.8 мм]. Листья поделены примерно до 0.1—0.2 дл. листа тупоугольной или закругленной вырезкой на 2 неравные тупые, закругленные, реже слегка заостренные широко треугольные лопасти. Клетки в середине листа почти изодиаметрические с довольно крупными треугольными утолщениями, (10) 11—14 (21) × (12) 14—17 (25) мкм, в основании листа более крупные и удлиненные до 15—17 (21) × 24—30 мкм. Кутикула гладкая или слегка папиллезная в основании. [Масляные тельца почти округлые, 3—16 в клетке, 2—5 × 2—5(7) мкм, тонко гранулированные, часто с одной более крупной и несколькими мелкими гранулами]. Выводковые почти пурпурно-красные до фиолетово-красных, двуклеточные от эллипсоидальных до ромбоидальных и треугольных и четырехугольных с углами от острых и сильно утолщенных до закругленных, от 16 × 18, до 15 × 23 и 13 × 30 мкм (рис. 2).

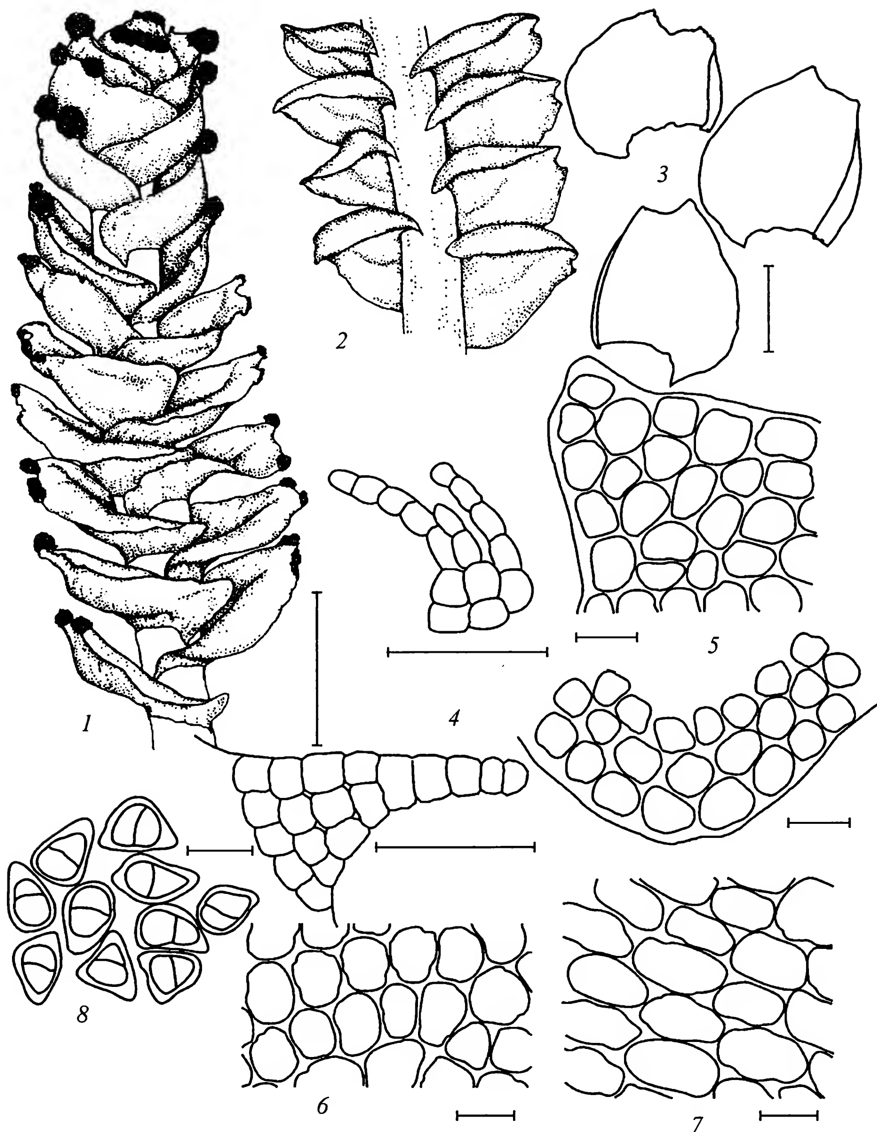


Рис. 2. *Anastrepta orcadensis* (Hook.) Schiffn.

1 — общий облик растения с выводковыми почками со спинной стороны, *2* — прикрепление листьев на брюшной стороне, *3* — листья, *4* — амфигастрии, *5* — верхушки лопастей листа, *6* — клеточная сеть в середине листа, *7* — клеточная сеть в основании листа, *8* — выводковые почки. Масштабные линейки: *1—3* — 1 мм, *4* — 50 мкм, *5—8* — 20 мкм.

[Двудомный. Андроцеи как интеркалярные, так и терминальные, состоящие из 3—8 пар покровных листьев, которые сходны с листьями, но часто имеют крупный широкий зубец при основании переднего края, антеридии по 1—4 в каждом покровном листе и перемешаны с парафизами, ножка антеридия 2-клеточная. Женские покровные листья сходны или немного мельче соседних, эллиптические или продолговато-эллиптические, 2- или многолопастные или выемчатые, лопасти узкие заостренные, часто с одним или несколькими зубцами, верхушки лопастей заостренные, заканчивающиеся 1—2 клетками, покровный амфигастрий овальный,

цельный или 2-лопастной, широко соединенный с одним из покровных листьев; периантий длинно выступающий из покровных листьев, булавовидный, вздутый, однослойный в основании, 1 × 2.3 мм, устье периантия лопастное, реснитчато-зубчатое, с ресничками до 5 клеток дл., верхушечная клетка реснички 6—12 × × 16—34 мкм. Коробочки от яйцевидных до эллипсоидальных, черно-коричневые. Споры около 10 мкм, красновато-коричневые, тонкозернистые. Элатеры 7—8 мкм, двуспиральные]. Антеридиальные растения представлены во многих регионах, периантии редки, спорогоны же известны по 1—2 образцам (Schuster, 1983).

Растения довольно крупные и легко определяются даже в поле по характерному облику, непохожему ни на одного из представителей сем. *Lophoziaceae* Cavers, к которому вид относится (Paton, 1999; Grolle, Long, 2000, и др.). Размерами, окраской и обилием темно-красных выводковых почек, расположенных в кучках на верхушках лопастей, печеночник поверхностно напоминает *Barbilophozia hatcheri* (A. Evans) Loeske. Однако при более внимательном рассмотрении крайне своеобразные листья с сильно выпуклой передней частью и широко отогнутым задним краем, а также с очень мелкой или порой отсутствующей вырезкой сразу отличают его как от названного вида, так и от всех остальных.

Экология. Вид встречается на сырых часто торфянистых берегах ручьев и озер, на покрытых гумусом камнях в расщелинах между камнями и на скалах, как силикатных, так и иногда известковых (Mueller, 1911; Paton, 1999), изредка на болотах и гниющей древесине, от подножия до субальпийского пояса гор. В Европе достигает высоты 2500 м над ур. м. (Mueller, 1911). В Англии нередкий компонент печеночникового покрова в кустарничковых сообществах (Paton, 1999), но на западе Северной Америки представлен в основном в куртинах других мохообразных (Schofield, 2002).

Распространение. Преимущественно приокеанический горный вид (рис. 1). Европа: на севере до южной и центральной Норвегии и Швеции, Фарерские острова (Damsholt, 2002), на западе широко распространен и местами обилен в некоторых районах Шотландии и Англии (Paton, 1999), на юго-западе — до Испании и Франции, в горах центральной и южной Европы: Германия, Австрия, Швейцария, Италия, на востоке до бывшей Чехословакии, Польши, Румынии (Mueller, 1911; Schumacker, Vana, 2000), Украины: Карпаты (Зеров, 1964). Северная Америка: Алеутские острова, Южная Аляска, Британская Колумбия (Schofield, Crum, 1972, Schofield, 2002), Гавайи (Schofield, 2002). Азия: Япония (Mizutani et al., 1995); Западный Китай — Юннань, Сычуань, Тайвань (Piippo, 1990), Гималаи — центральный и восточный Непал, Сикким, Дарджилинг, Бутан (Mizutani et al., 1995); Россия — Южная Сибирь, Прибайкалье. Таким образом, печеночник имеет дизъюнктивный ареал и приурочен преимущественно к районам с океаническим климатом, однако встречается и в горных районах с гумидным климатом, вдали от океана, как, например, в Гималаях и горах Сибири. Нельзя не согласиться с R. Schuster (1983), что ареал вида реликтовый, представляющий остаток некогда циркумполярного распространения. Выявленное нами местонахождение вида на северном макросклоне Хамар-Дабана находится в районе концентрации большого числа реликтовых видов сосудистых растений и лишайников (Урбанавичюс, 1997) и служит еще одним подтверждением того, что эта территория является рефугиумом третичной флоры.

Образец хранится в гербарии Полярно-альпийского ботанического сада-института КНЦ РАН (KPABG), дублет передан в гербарий БИН РАН (LE).

Благодарности

Благодарю А. Н. Савченко за помощь в подготовке карты распространения и рисунков, а Е. Н. Игнатову за рисунок общего облика растения. Также признательна администрации Байкальского заповедника за всевозможную помощь, оказанную при проведении работ на территории заповедника.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 00-04-48874, 02-04-63113, 06-04-48225).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зеров Д. К. Флора печiночних i сфагнових мохiв Украïни. Киев, 1964. 355 с.

Урбанавичюс Г. П. Неморальные реликты в лихенофлоре Байкальского заповедника // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 10. С. 88—99.

Damsholt K. Illustrated flora of Nordic liverworts and hornworts. Nord. Bryol. Soc., Lund, 2002. 840 P.

Grolle R., Long D. G. An annotated check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of Europe and Macaronrsia // Journal of Bryology. 2000. Vol. 22. P. 103—140.

Muzutani M., Amakawa T., Kitagawa N., Furuki T., Yamada K., Higuchi M. Hepatics from Nepal Collected by the Botanical Expedition of the National Science Museum, Tokyo in 1988. I. Jungermanniales / M. Watanabe, H. Hagiwara (eds). Cryptogams of the Himalayas. Vol. 3. Nepal and Pakistan. Tsukuba, Japan, 1995. P. 127—141.

Mueller K. Die Lebermoose Deutschlands, Oesterreichs u. d. Schwiez // Rabenhort's Kryptogamen Flora. Leipzig, 1906—1911. 2. Aufl. 6(1). S. 1—870; *Anastrepta*. S. 751—757.

Paton J. A. The Liverwort Flora of the British Isles. Harley Books, 1999. 626 p.

Piippo S. Annotated catalogue of Chinese *Hepaticae* and *Anthocerotae* // Journ. Hattori Bot. Lab. 1990. Vol. 68. P. 1—192.

Schofield W. B. Field Guide to Liverwort Genera of Pacific North America. University of Washington Press. Seattle; London, 2002. 228 p.

Schofield W. B., Crum H. A. Disjuncions in Bryophytes // Annales of the Missuri Bot. Garden, 1972. Vol. 59. N 2. P. 174—202.

Schumacker R., Vana J. Identification keys to the Liverworts and Hornworts of Europe and Macaranesia (Distribution, status) // Documents de la Station scientifique des Hautes-Fagnes. 2000. Vol. 31. 160 p.

Schuster R. M. Phytogeography of the bryophytes / R. M. Schuster (ed.). New Manual of Bryology The Hattori Bot. Lab. Nichinan, 1983. P. 463—626.

SUMMARY

The description of a new to Russia monotypic genus *Anastrepta* (Lindb.) Schiffn. collected in Khamar-Daban (southern Baikal Region, South Siberia) is given. The species ecology and distribution are discussed.

УДК 582.33 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 12

© Т. И. Нюшко,[1] А. Д. Потёмкин[2]

НОВЫЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ ДЛЯ ФЛОРЫ САХАЛИНСКОЙ ОБЛАСТИ ПЕЧЕНОЧНИКИ (*MARCHANTIOPHYTA*) С КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

T. I. NYUSHKO, A. D. POTEMKIN. NEW AND LESS KNOWN FOR FLORA OF THE SAKHALIN REGION LIWERWORTS (*MARCHANTIOPHYTA*) FROM THE KURIL ISLANDS

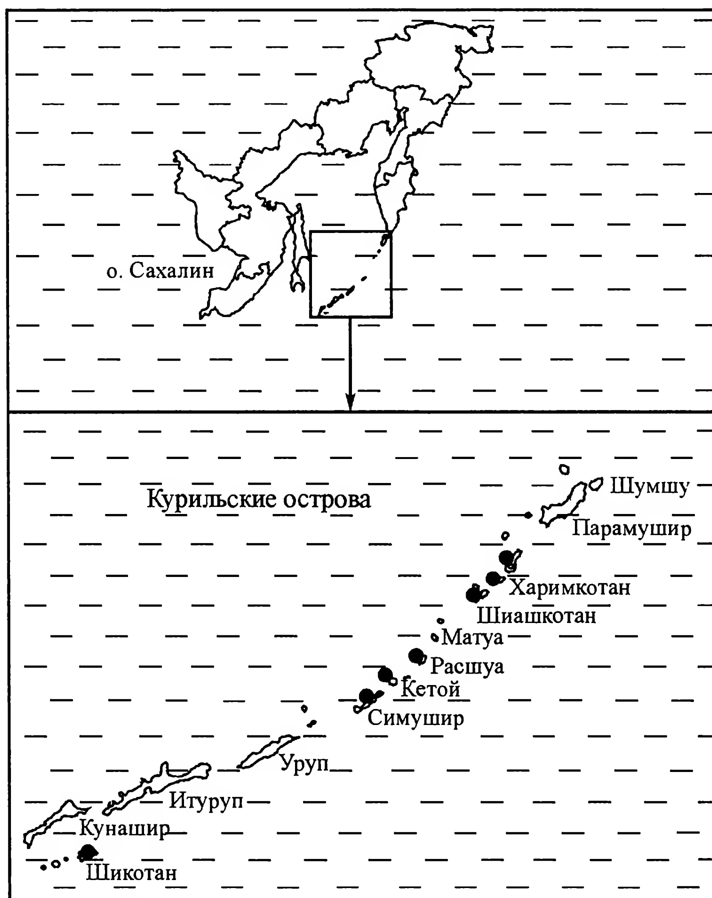
[1] Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН
693022 Южно-Сахалинск, ул. Науки, 1Б
Тел./факс (4242) 79-15-17
E-mail: tancho@imgg.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 346-36-43
E-mail: potemkin_alexey@mail.ru
Поступила 27.04.2007

Для Сахалинской обл. (Сахалина и Курильских островов) было известно 137 видов печеночников и антоцеротовых. В ходе экспедиций на Курильские острова обнаружено 26 новых для Сахалинской обл. видов, в том числе 1, новый для российского Дальнего Востока — *Trichocolea tomentella*, и 2, новых для России — *Scapania hirosakiensis* и *S. ligulata*. Среди выявленных видов — редкие в России и/или в мире: *Cryptocoleopsis imbricata*, *Hygrobiella laxifolia*, *Jamesoniella undulifolia*, *Jungermannia evansii*, *Nardia unispiralis*, *Neohattoria herzogii*, *Nipponolejeunea subalpina*.
Ключевые слова: *Marchantiophyta*, Сахалинская обл., Курильские острова, дополнения к флоре.

Сахалинская область — интереснейший в ботаническом отношении регион России. Здесь встречается уникальное сочетание южных субтропических и северных бореальных элементов флоры, сосуществование которых обеспечивает высокий уровень биоразнообразия региона (Минерально-сырьевая база.., 2000).

В отличие от высших сосудистых растений флора мохообразных Сахалина и Курильских островов изучена довольно слабо и фрагментарно, особенно флора печеночников и антоцеротовых. В 2005 г. нами была предпринята попытка обобщить имеющиеся литературные сведения и собственные данные по гепатикофлоре Сахалинской обл., в результате чего был опубликован список, включающий 93 вида печеночников (Нюшко, Потёмкин, 2005). К сожалению, при этом были упущены из вида публикации Л. И. Савич (1936) и Л. С. Благодатских, Й. Дуды (1987), содержащие еще 11 видов, неучтенных при составлении указанной сводки. Несколько позднее, в мае 2006 г., этот список был дополнен 14 новыми для Сахалинской обл. видами (Нюшко, Потёмкин, 2006). В июле 2006 г. были опубликованы данные о нахождении еще 19 видов печеночников (Bakalin, 2005a; Bakalin et al., 2005). Таким образом, до настоящего времени в Сахалинской обл. было известно 137 видов печеночников и антоцеротовых.

В ходе Международной комплексной экспедиции на теплоходе «Гипанис» с июля по сентябрь 2006 г. Т. И. Нюшко было собрано около 350 образцов печеночников на практически недоступных островах средней и северной Курильской гряды (острова Кетой, Расшуа, Шиашкотан, Харимкотан, Онекотан и Симушир) (см. рисунок). Еще свыше 200 образцов печеночников Т. И. Нюшко собрала в сентябре 2006 г. на о-ве Шикотан. В результате обработки этих коллекций выявлено 26 новых для Сахалинской обл. видов (отмечены звездочкой), в том числе 2, новые для России — *Scapania hirosakiensis* и *S. ligulata*. Ниже приводится список видов в алфавитном порядке с указанием местонахождения, экологии, сопутствующих видов и репродуктивного состояния. В список также включены виды, находки ко-



Пункты сбора печеночников на Курильских островах российского Дальнего Востока.

торых являются особо интересными с точки зрения их распространения или экологии. Образцы хранятся в гербарии ИМГиГ и ДВО РАН (SAK), дублеты отдельных видов — в БИН РАН (LE). При указании местонахождений приняты следующие сокращения названий островов: ***К.*** — Кетой, ***Р.*** — Расшуа, ***Шиаш.*** — Шиашкотан, ***О.*** — Онекотан, ***Ш.*** — Шикотан.

Anastrophyllum minutum* (Schreb.) Berggr. — *К.***: Бухта Южная. На обнаженной почве и валунах вдоль ручья отдельными побегами среди *Cryptocoleopsis imbricata* и *Anthelia juratzkana* (Limpr.) Trevis. С выводковыми почками. 6 VIII 2006.

Barbilophozia barbata* (Schmidel ex Schreb.) Loeske — *О.***: Рейд Шестаково. Отдельными побегами среди *B. kunzeana* в кустарничковых тундрах. 21 VIII 2006.

B. kunzeana* (Huebener) Müll. Frib. — *О.*** : Рейд Шестаково. Отдельными побегами среди мхов в кустарничковых тундрах. 21 VIII 2006. Около вулкана Креницина. Отдельные побеги среди мхов, на почве, в лишайниково-кустарничковых тундрах. 18 VIII 2006.

B. lycopodioides* (Wallr.) Loeske — *О.***: По дороге с р. Ольховой на рейд Шестаково. Отдельными побегами среди мхов около зарослей кедрового стланика. 23 VIII 2006.

*_Cephaloziella spinigera_ (Lindb.) Jørg. — **_К._**: Бухта Южная, восточнее мыса Округлый. Среди мхов на высохшем сфагновом болоте. С периантиями. 22 VII 2006.

Chiloscyphus rivularis (Schrad.) Hazsl. — **_К._**: Северная часть острова, ручей Горчичный. На скалах. С андроцеями. 3 VIII 2006. Найден в необычных условиях: на скалах без сильных потоков воды.

*_Cladopodiella francisci_ (Hook.) H. Buch ex Jørg. — **_О._**: Около вулкана Креницина. На пушицевом торфяном болоте. 18 VIII 2006.

*_Cryptocoleopsis imbricata_ Amakawa — **_К._**: Бухта Южная, 50—60 м над ур. м. На затененной увлажненной почве, валунах вдоль ручья, на камнях в воде, в смеси с _Anastrophyllum minutum_, _Anthelia juratzkana_ и _Marsupella emarginata_ (Ehrh.) Dumort. и в небольших чистых дерновинках. С андроцеями. 6 VIII 2006. У оз. Малахитового, 822 м над ур. м. На камнях осыпи единичными побегами среди _Pleurocladula albescens_ (Hook.) Grolle. 26 VII 2006. Среднее течение ручья Сточного в бухте Южной, 350 м над ур. м. По берегу ручья на почве, в небольших чистых дерновинках. 27 VIII 2006.

Ранее для России приводился только для Центральной и Южной Камчатки (Бакалин, 2005). Наши данные существенно расширяют представление о высотном распространении вида. Если на о-ве Кетой _C. imbricata_ собран на высотах от 50 до 800 м над ур. м., то на значительно более южном о-ве Хоккайдо и расположенной севернее Центральной и Южной Камчатке вид обнаружен преимущественно на бóльших высотах, 1400—2100 и 600—2200 м над ур. м. соответственно (Amakawa, 1959; Бакалин, 2005). _C. imbricata_ имеет как густо-, так и рыхлооблиственные формы. Может быть спутан с _Gymnomitrion corallioides_ или _Prasanthus suecicus_ (Gottsche) Lindb. От первого отличается слабо уплощенной дорсивентрально формой побегов и более широкими, не выемчатыми на верхушке листьями, от второго — не выемчатыми на верхушке цельными широкояйцевидными листьями, разделением полов (растения двудомные, а не однодомные), тонкими стенками клеток с вздутыми крупными угловыми утолщениями, отсутствием блеска и, по-видимому, эколого-географической приуроченностью.

*_Gymnomitrion corallioides_ Nees — **_К._**: Бухта Южная. На обнаженной почве склона русла и валунах вдоль ручья. 6 VIII 2006.

Hygrobiella laxifolia (Hook.) Spruce — **_К._**: Верховье ручья Сточного. На камнях по берегу ручья, среди _Lophozia sudetica_ (Nees ex Huebener) Grolle. С периантиями. 26 VII 2006. Бухта Южная. По переувлажненным участкам с высокотравьем, на морском побережье. 4 VIII 2006.

Редкий монтанный амфиокеанический вид, ранее приводившийся в России из Мурманской обл., прионежской части Карелии, с Камчатки, о-ва Беринга (Командорские острова) и северных Курильских островов (Arnell, 1956; Константинова, 2000; Bakalin, 2005a, b; Константинова и др., 2006).

*_Jamesoniella undulifolia_ (Nees) Müll. Frib. — **_О._**: Около вулкана Креницина. В заливаемом понижении на пушицевом торфяном болоте, в чистых дерновинках. 19 VIII 2006.

Растения темно-зеленые с развитой коричневой пигментацией, до 2.5 мм шир., некоторые листья на верхушке имеют однорядную, четко очерченную кайму из мелких клеток, что коррелирует с их более интенсивной пигментацией. Собранные растения имеют более крупные размеры по сравнению с приводимыми (до 1.5 мм шир. — Шляков, 1981; Damsholt, 2002). Редкий в России и в мире вид, возможно

плейстоценовый реликт (Damsholt, 2002). Ближайшее местонахождение — на Камчатке (Шляков, 1981).

Jungermannia evansii* Váňa — *К.***: Бухта Южная, среднее течение ручья Сточного. Среди мхов по берегу. Мужские растения. 27 VII 2006. Третье указание для России, ранее приводился с Камчатки (Чернядьева, Потемкин, 2003; Bakalin, 2005a — как *Plectocolea obscura* (A. Evans) A. Evans).

J. obovata* (Nees) Lindb. — *К.***: Бухта Южная, среднее течение ручья Сточного. На камнях по берегу ручья. С периантиями. 27 VII 2006. ***Шиаш.***: Южная часть острова, мыс Гротовый. По заболоченным участкам берегов маленьких озер и канав, отдельными побегами среди мхов. 13 VIII 2006.

J. polaris* Lindb. — *К.***: Северная часть острова, ручей Горчичный. На скалах. С периантиями, пареция. 3 VIII 2006. Самое южное указание для России, ближайшее местонахождение на Центральной Камчатке (Bakalin, 2003).

Lophozia jurensis* Meyl. ex Müll. Frib. — *К.***: Бухта Южная, мыс Округлый. По берегу пересыхающего ручейка среди низкорослых зарослей кедрового стланика, со *Scapania uliginosa*. 22 VII 2006. ***Р.***: Озера Белое и Тихое. На болоте по краям кочек. Женские растения. 9 VIII 2006. ***О.***: Около вулкана Креницина. На почве отдельными побегами среди мхов в лишайниково-кустарничковых тундрах. Женские растения. 18 VIII 2006.

L. lacerata N. Kitag. — ***Р.***: Северо-западное побережье острова, «ванны Сноу». На почве в высокотравье на крутом склоне, обращенном к морю. С выводковыми почками и периантиями. 10 VIII 2006. ***О.***: Около вулкана Креницина. На обнаженной почве и камнях в глубоком овраге со снежником на дне. С периантиями. 18 VIII 2006. Редкий и известный в России из единичных местонахождений вид.

L. rufescens* Schljakov — *К.***: Бухта Южная. На камнях по ручью в смеси с *Marsupella emarginata* (Ehrh.) Dumort., *Calypogeia muelleriana* (Schiffn.) Müll. Frib., *Scapania undulata* (L.) Dumort. 6 VIII 2006. ***О.***: Около вулкана Креницина. На глинистой незадернованной почве в колее дороги. 18 VIII 2006.

Metacalypogeia cordifolia* (Steph.) H. Inoue — *Ш.***: Бухта Агатовая. Среди мхов и *Scapania plicata* (Lindb.) Potemkin на подстилке в мертвопокровном пихтовом лесу на склоне. 16 IX 2006.

Moerckia blyttii* (Moerch) Brockm. — *К.***: Бухта Южная. Среди мхов в кустарниково-сфагново-лишайниковом сообществе. Спороносящие женские растения и мужские слоевища. 22 VII 2006. Бухта Южная, восточнее мыса Округлого. В углублении на почве среди мхов на краю обращенного к морю обрыва. 22 VII 2006.

Nardia insecta* Lindb. — *К.***: Бухта Южная. На почве в канавке на разнотравно-злаковом лугу. С антеридиями и архегониями. 21 VII 2006. У оз. Малахитового. На осыпях и камнях в смеси с *Lophozia sudetica*. 28 VII 2006. ***Р.***: Северо-восточная часть острова, «ванны Сноу». На скалах обращенных к морю. 10 VIII 2006. ***О.***: Около вулкана Креницина. На обнаженной почве и камнях в глубоком овраге со снежником на дне. 18 VIII 2006.

N. japonica* Steph. — *О.***: Около вулкана Креницина. На глинистой незадернованной почве в колее дороги, в смеси с *Scapania scandica* (Arnell et H. Buch) Macvicar и на обнаженной почве и камнях в глубоком овраге со снежником на дне. 18 VIII 2006. По дороге с р. Ольховая на рейд Шестаково. На почве около зарослей кедрового стланика. 23 VIII 2006.

Nardia* cf. *unispiralis* Amakawa — *К.***: Бухта Южная. На камнях в воде по ручью. 6 VIII 2006. Третье указание для России (Bakalin, 2003; Чернядьева и др., 2005). Найден в стерильном состоянии, что вызывает некоторые сомнения в определении и требует сравнительного исследования японских материалов.

Neohattoria herzogii (S. Hatt.) Kamim. — ***Ш.***: Бухта Агатовая. На задернованных скальных выходах в папоротниково-травяно-моховом пихтовом лесу. 16 IX 2006. Вид известен в России только из Сахалинской обл. — с о-ва Шикотан (Ладыженская, 1964) и Сахалина (Bakalin et al., 2005).

Nipponolejunea subalpina (Horik.) S. Hatt. — ***Ш.***: Бухта Агатовая. На задернованных скальных выходах в папоротниково-травяно-моховом пихтовом лесу. 16 IX 2006. Ранее приводился для России только с Сахалина (Kitagawa, 1963; Bakalin et al., 2005).

Odontoschisma elongatum* (Lindb.) A. Evans — *О.***: Около вулкана Креницина. Среди сфагновых мхов на пушицевом торфяном болоте. 18 VIII 2006.

Plagiochila porelloides* (Torrey ex Nees) Lindenb. — *Ш.***: Бухта Агатовая. На задернованных скальных выходах в папоротниково-травяно-моховом пихтовом лесу. 16 XI 2006.

Scapania hirosakiensis* Steph. ex Müll. Frib. — *Ш.***: Бухта Агатовая. На задернованных скальных выходах в папоротниково-травяно-моховом пихтовом лесу. 16 IX 2006.

Это первое указание вида для России и самое северное в мире. Указание вида для Южной Сибири (Váňa, Soldán, 1985) не подтвердилось (Потёмкин, 2001; Potemkin, 2002). *S. hirosakiensis* характеризуется грубопапиллозной кутикулой и в связи с этим может быть принята за другие известные в России виды рода с грубопапиллозной кутикулой, прежде всего за *S. aspera* M. Bernet et Bernet, *S. ciliata* Sande Lac., *S. microdonta* (Mitt.) Müll. Frib., *S. sphaerifera* H. Buch et Tuom. и *S. verrucosa* Heeg. Из них лишь последние 4 вида встречаются в азиатской части России. *S. hirosakiensis* отличается от *S. ciliata* косопочковидными до косояйцевидных шиповидно заостренными, а не обычно закругленными на верхушке, дорсальными лопастями, часто развивающими шиповидный придаток при основании переднего края; часто более широкими краевыми зубцами, образованными 1—5, а не 1(2—3) клетками в основании; значительно менее удлиненными конечными клетками зубцов листа, с длиной, превышающей ширину в основании в 2—3 раза, а не в (2.5)3—7(9.5) раз; широко окаймленными листьями с краевыми толстостенными клетками в 3—5 и более рядах, а не в 1—2 рядах; *неупорядоченно* грубопапиллозной кутикулой в средней части листа. От *S. microdonta* этот вид отличается килеватыми от основания листьями и более широкими при основании зубцами по краю листа, образованными в основном несколькими клетками (а не преимущественно одноклеточными) с сильнее удлиненными конечными клетками, а также одноклеточными, широко окаймленными листьями, признаками периантия и обычным отсутствием выводковых почек. *S. hirosakiensis* отличается от *S. sphaerifera* широко окаймленными листьями и обычным отсутствием выводковых почек, которые у *S. sphaerifera* постоянно развиты, коричневые, шаровидные (1)4(6)-клеточные, с пересекающимися внутренними стенками. От *S. verrucosa* этот вид отличается обычным отсутствием выводковых почек, а не постоянным развитием коричневых преимущественно треугольных выводковых почек; преимущественно расширенными к основанию зубцами края листа (1—5 клеток, а не 1(2—3) клетки в основа-

нии), частым развитием не характерного для *S. verrucosa* шиповидного придатка близ основания дорсальной лопасти и неупорядоченно грубопапиллозной кутикулой в средней части листа (Потёмкин, 2001; Potemkin, 2002). Кроме того, *S. hirosakiensis* габитуально сходен с *S. ligulata*, от которого легко отличается грубопапиллозной кутикулой, частой встречаемостью шиповидного придатка при основании дорсального края листа, сильнее удлиненными конечными клетками зубцов листьев и некоторыми другими признаками.

Scapania ligulata* Steph. — *Ш.***: Бухта Агатовая. На задернованных скальных выходах в папоротниково-травяно-моховом пихтовом лесу. 16 IX 2006.

По имеющимся сведениям, первое указание для России и самое северное в мире. Этот восточноазиатский вид широко распространен в Японии, Китае, Гималаях (Potemkin et al., 2004). Подробное описание и иллюстрации вида приведены в работах А. Д. Потемкина (Потемкин, 2001; Potemkin et al., 2004). Из-за развития краевых клеток листа с равномерно утолщенными стенками вид может быть принят за *S. curta* (Mart.) Dumort., от которого отличается прежде всего более крупными размерами (1.5—4.2 мм, а не 1.3—2.5 мм шир.), низбеганием вентральной лопасти ниже уровня прикрепления киля, более грубозубчатым краем листа и устья периантия, отсутствием красной пигментации и некоторыми другими признаками. *S. ligulata* может быть габитуально сходен с *S. hirosakiensis*, отличия от которого отмечены при характеристике последнего вида.

S. subalpina* (Nees ex Lindenb.) Dumort. — *К.***: Бухта Южная, среднее течение ручья Сточного. По берегу ручья. 27 VII 2006. Бухта Южная. На камнях в воде по ручью. С андроцеями. 6 VIII 2006. ***Шиаш.***: Южная часть острова, мыс Гротовый. По заболоченным участкам, берегам маленьких озер, канав. 13 VIII 2006. ***О.***: Около вулкана Креницина. На глинистой незадернованной почве в колее дороги. 18 VIII 2006.

S. uliginosa* (Lindenb.) Dumort. — *К.***: Бухта Южная. В яме на склоне ручья Сточного. 22 VII 2006. Бухта Южная, мыс Округлый. По берегу пересыхающего ручейка среди низкорослых зарослей кедрового стланика. 22 VII 2006. ***О.***: Около вулкана Креницина. На глинистой незадернованной почве в колее дороги. С андроцеями. 18 VIII 2006. Около вулкана Креницина. На обнаженной почве и камнях в глубоком овраге со снежником. 18 VIII 2006.

Trichocolea tomentella* (Ehrh.) Dumort. — *Ш.***: Бухта Агатовая. На почве в папоротниковом пихтовом лесу. 16 IX 2006. Новый для российского Дальнего Востока вид, известный в Японии с островов Хонсю, Сикоку, Кюсю и Рюкю (Yamada, Iwatsuki, 2006). Ближайшее местонахождение в России — берег Телецкого озера на северо-восточном Алтае (Váňa, Ignatov, 1995).

Благодарности

Выражаем глубокую благодарность О. М. Афониной и В. М. Котковой за прочтение последних вариантов рукописи и ценные советы. Т. И. Нюшко выражает глубокую признательность А. В. Рыбину, В. М. Кайстренко и Р. Н. Сабирову за возможность принять участие в экспедициях на средние и северные Курильские острова и о-в Шикотан.

Работа частично поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 06-04-96055-р_восток_а, 07-04-00325а) и Программой фунда-

ментальных исследований президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» (проект «Печеночники и антоцеротовые России»). Экспедиция на средние и северные Курильские острова выполнялась в рамках Международного проекта Национального научного фонда США (NSF USA) «Курильский биокомплексный проект: человеческая уязвимость и способность к восстановлению при субарктических изменениях» (грант ARC-0508109).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бакалин В. А. Schofieldia и *Cryptocoleopsis* — новые роды печеночников (*Hepaticae*) для флоры России // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 4. С. 594—603.

Благодатских Л. С., Дуда Й. К флоре печеночных мхов юга Дальнего Востока // Новости систематики низших растений. 1987. Т. 24. С. 198—199.

Ладыженская К. И. К изучению редких печеночников *Lepicolea fryei* H. Perss. из Якутии и *Neohattoria herzogii* Kamim. с Курильских островов // Новости систематики низших растений. 1964. С. 256—264.

Константинова Н. А. Анализ ареалов печеночников севера Голарктики // Arctoa. 2000. Т. 9. С. 29—94.

Константинова Н. А., Бакалин В. А., Савченко А. Н. Эксикаты печеночников России. Ч. III. № 51—75. Апатиты, 2006.

Минерально-сырьевая база Сахалина и Курильских островов на рубеже третьего тысячелетия / Под ред. В. Евсеева и др. Южно-Сахалинск, 2000. 119 с.

Нюшко Т. И., Потёмкин А. Д. Печеночные мхи Сахалина и Курильских островов: современное состояние изученности // Тр. Междунар. совещ. «Актуальные проблемы бриологии», посв. 90-летию со дня рожд. А. Л. Абрамовой. СПб., 22—25 ноября 2005. СПб., 2005. С. 135—142.

Нюшко Т. И., Потёмкин А. Д. К флоре печеночников и антоцеротовых Сахалина и Курильских островов // Матер. I (IX) Междунар. конф. молодых ботаников в Санкт-Петербурге (21—26 мая 2006 г.). СПб., 2006. С. 330.

Потёмкин А. Д. Эволюция, филогения и классификация семейства *Scapaniaceae* (*Hepaticae*): Дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2001. 338 с.

Савич Л. И. Материалы к флоре мхов острова Сахалина // Вестн. ДВ филиала АН СССР. 1936. № 19. С. 67—88.

Чернядьева И. В., Потёмкин А. Д. К флоре мохообразных юго-западной Камчатки (российский Дальний Восток) // Arctoa. 2003. Vol. 12. P. 59—74.

Чернядьева И. В., Потёмкин А. Д., Золотов В. И. Мохообразные (*Bryophyta*) окрестностей Мутновских горячих источников (Южная Камчатка) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 1. С. 23—39.

Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 4. Л., 1981. 221 с.

Amakawa T. Family *Jungermanniaceae* of Japan. I // J. Hattori Bot. Lab. 1959. N 21. P. 248—291.

Arnell S. Illustrated moss flora of Fennoscandia. I. *Hepaticae*. Lund, 1956. P. 1—308.

Bakalin V. A. A preliminary chek-list of the hepatics of Kamchatka Peninsula (Russian Far East) // Arctoa. 2003. Vol. 12. P. 83—90.

Bakalin V. A. New data on liverworts of Kamchatka // Arctoa. 2005a. Vol. 14. P. 155—162.

Bakalin V. A. The liverwort flora of Bering Island (north-west Pacific, Russia) // Lindbergia. 2005b. Vol. 30(2). P. 79—92.

Bakalin V. A., Cherdantseva V. Ya., Gorobets K. V., Harpel J. Contribution to the knowledge on liverworts of Sakhalin Island (West Pacific) // Arctoa. 2005. Vol. 14. P. 143—154.

Damsholt K. Illustrated flora of Nordic liverworts and hornworts. 2002. P. 195—196.

Kitagawa N. Hepaticae of Sakhalin // Acta Phytotax. Geobot. 1963. Vol. 19. N 19. P. 146—152.

Potemkin A. D. Phylogenetic system and classification of the family *Scapaniaceae* Mig. emend. Potemkin (*Hepaticae*) // Ann. Bot. Fenn. 2002. Vol. 39(4). P. 309—334.

Potemkin A. D., Piippo S., Koponen T. Bryophyte flora of Hunan Province, China. 3. *Diplophyllaceae* and *Scapaniaceae* (*Hepaticae*) // Ann. Bot. Fenn. 2004. Vol. 41(6). P. 415—427.

Váňa J., Ignatov M. S. Bryophytes of Altai Mountains. V. Preliminary list of the Altaian hepatics // Arctoa. 1995. Vol. 5. P. 1—13.

Váňa J., Soldán Z. Some new and phytogeographically interesting bryophytes from Central Siberia // Abstr. Bot., Budapest, 1985. Vol. 9. Suppl. 2. P. 123—144.

Yamada K., Iwatsuki Z. Catalog of the hepatics of Japan // J. Hattori Bot. Lab. 2006. N 99. P. 1—106.

SUMMARY

Until this paper there were 137 species of liverworts and hornworst were known from Sakhalin and the Kuril Islands. In 2006 26 species, new for the Sakhalin Region, were found on the Kuriles, including 1 new for Russian Far East species *Trichocolea tomentella* and 2 new for Russia species *Scapania hirosakiensis* and *S. ligulata*. Some species are rare in Russia and/or worldwide: *Cryptocoleopsis imbricata*, *Hygrobiella laxifolia*, *Jamesoniella undulifolia*, *Jungermannia evansii*, *Nardia unispiralis*, *Neohattoria herzogii*, *Nipponolejeunea subalpina*.

УДК 581.9(571.645) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 12

© В. Ю. Баркалов, В. В. Якубов

НОВЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ ВИД *PSILOTUM NUDUM* (*PSILOTACEAE*) С КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

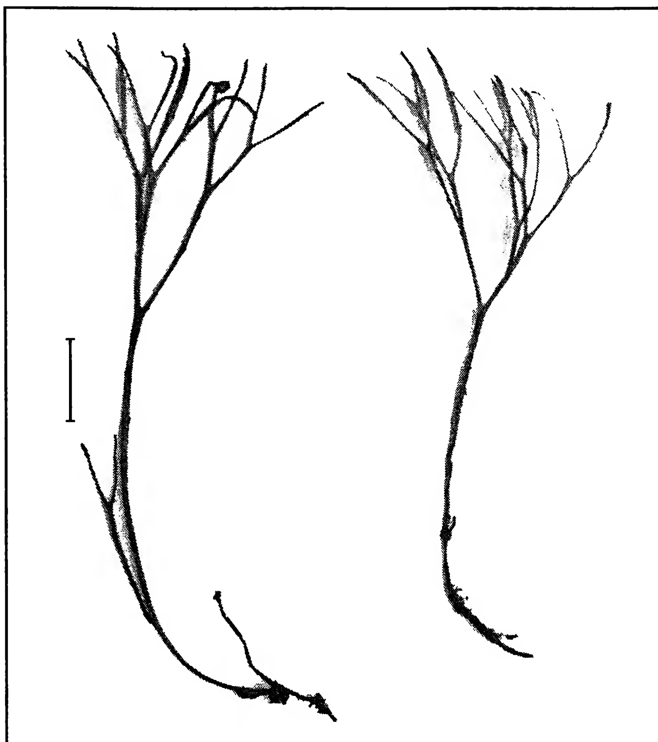
V. Yu. BARKALOV, V. V. YAKUBOV. *PSILOTUM NUDUM* (*PSILOTACEAE*), A NEW SPECIES TO THE FLORA OF RUSSIA FROM THE KURIL ISLANDS

Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Тел. (4232) 310 410
Факс (4232) 310 193
E-mail: barkalov@ibss.dvo.ru
Поступила 10.04.2007

Сообщается о находке нового для флоры России вида *Psilotum nudum* (L.) P. Beauv. на о-ве Кунашир (Курильские острова). Псилот растет на влажном прогреваемом берегу небольшого ручья у горячих источников. В небольшой популяции насчитывается не более 20 растений в стадии вегетации. На о-ве Кунашир местонахождение *Psilotum nudum*, вероятно, реликтовое.
Ключевые слова: *Psilotum nudum*, флора, Курильские острова, о-в Кунашир.

Во время проведения флористических исследований в августе—сентябре 2006 г. на о-ве Кунашир авторы обследовали северо-западнее (охотское) побережье, включая вулкан Руруй. Эта территория является составной частью северного (Тятинское лесничество) участка заповедника «Курильский». На охотском побережье острова, защищенном от холодных и влажных тихоокеанских ветров горным хр. Докучаева и омываемом водами теплого течения Соя, создаются наиболее благоприятные условия для произрастания «южных» теплолюбивых растений. Именно здесь встречаются редкие для флоры России виды, такие как *Magnolia hypoleuca* Siebold et Zucc., *Chloranthus serratus* (Thunb.) Roem. et Schult., *Adonis ramosa* Franch., *Acer japonicum* Thunb., *Boehmeria sylvestris* (Pamp.) W. T. Wang, *Bothrocaryum controversum* (Hemsl ex Prain) Pojark., *Schizophragma hydrangeoides* Siebold et Zucc. и др. (Алексеева, 1983; Баркалов, 1987; Баркалов, Еременко, 2003), большинство из которых занесены в Красную книгу РФ. В ходе проведения флористических исследований на северо-западном побережье острова были обследованы горячие источники «Нескунченские», значительно удаленные от ближайших населенных пунктов и, следовательно, мало посещаемые. При обследовании термальной площадки наше внимание привлекло маленькое вечнозеленое растение с дихотомически разветвленными веточками, внешне напоминающее представителей плаунообразных, которое позже было определено как псилот.

Род *Psilotum* Sw. (псилот) содержит 2—3 вида, распространенных в тропических и субтропических районах земного шара (Ohwi, 1965; Theret, 1993). Из них *P. nudum* встречается в тропиках и субтропиках Африки, Америки и Азии, в том



Общий вид *Psilotum nudum*.
Масштабная линейка — 1 см.

числе в Японии (Хонсю и южные острова), Корее (о-в Чеджу) и на юге Китая (Ohwi, 1965; Theret, 1993; Iwatsuki et al., 1995). Для природной флоры России сем. *Psilotaceae* указывается впервые. Приводим описание и рисунок вида.

Psilotum nudum (L.) P. Beauv. 1805, Prodr. Aethéogram.: 106. — *Lycopodium nudum* L. 1753, Sp. Pl.: 1100. — Псилот голый.

Вечнозеленое многолетнее растение с ползучими ризомоидами («корневищами»), густо покрытыми буроватыми ризоидами. Стебли прямые, до 10 см выс., дихотомически разветвленные. Ветви уплощенные, в сечении почти треугольные, до 1.5 мм шир., голые, покрытые беловатыми точечными бугорками, по ребрам с немногими мелкими (до 1 мм) овальными, на верхушке шиловидно заостренными чешуйками. Синангии на коротких боковых, реже верхушечных веточках, 1.5—2 мм в диам., в начале зеленоватые, по мере созревания приобретающие желтоватую или светло-буроватую окраску. Споры трехрубцовые, лимонно-желтые.

Термальная площадка расположена на небольшом плоском участке морской террасы, примерно на высоте 30 м над ур. м. Горячие ключи образуют небольшой ручей, стекающий по склону террасы в море. Температура воды в нем более 60 °C. Местность у выходов ключей заболочена. В травостое на этом участке наиболее массовые виды: *Cyperus glomeratus* L., *Lythrum salicaria* L., *Aster glehnii* Fr. Schmidt, *Artemisia littoricola* Kitam., *A. montana* (Nakai) Pamp., *Epilobium amurense* Hausskn., *Miscanthus sinensis* Anderss., *Petasites amplus* Kitam., *Scirpus wichurae* Boeck., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch. Вдоль ручья по берегу обычны *Pilea hamaoi* Makino и *Oenanthe javanica* (Blume) DC. Здесь же на прогретой влажной

почве встречаются единичные растения *Psilotum nudum*, но ближе к выходам ключей и в условиях высокой влажности воздуха в результате испарения воды. Термальная площадка окружена зарослями высокотравья из *Senecio cannabifolius* Less., *Aconogonon weyrichii* (Fr. Schmidt) Hara, *Aconitum kunasirense* Nakai и др., а также кустами *Hydrangea paniculata* Siebold.

Вид находится на северном пределе своего распространения и, по-видимому, представлен лишь неспороносящими растениями (до 8 см выс.), а размножение его происходит вегетативным путем. Обследованная нами популяция насчитывает не более 20 особей, главным образом молодых, не образующих пучков. Возможно, что на о-ве Кунашир — реликтовое местонахождение *Psilotum nudum*, хотя мы не исключаем занос спор с Японских островов при помощи ветра. Необходимо более тщательное обследование горячих источников на охотском побережье Кунашира с целью выявления новых местонахождений вида.

Псилот голый широко известен как комнатное растение, но требователен к условиям культивирования. В Японии он относится к излюбленным садоводами растениям и издавна культивируется (Iwatsuki et al., 1995). Вид в природе на Японских островах встречается редко и относится к угрожаемым (VU — по шкале МСОП). Обычно это эпифит на стволах деревьев, но в северных районах встречается на скальных выходах или на почве у горячих источников. Для его развития требуется высокая влажность и температура.

Гербарный образец: «Южные Курилы, подножие вулкана Руруй на северо-западной оконечности Кунашира, на влажной почве термальных площадок по берегу горячего ручья, n° 6, 27 VIII 2006, В. Ю. Баркалов, В. В. Якубов» хранится в Дальневосточном региональном гербарии (VLA), дублет передан в Ботанический ин-т РАН им. В. Л. Комарова (LE).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-91451 ЯФ-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Л. М. Флора острова Кунашир. М., 1983. 129 с.

Баркалов В. Ю. *Boehmeria tricuspis* (*Urticaceae*) — новый для флоры СССР вид с Курильских островов // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1548.

Баркалов В. Ю., *Еременко Н. А.* Флора природного заповедника «Курильский» и заказника «Малые Курилы» (Сахалинская область). Владивосток, 2003. 285 с.

Iwatsuki K., *Yamazaki T.*, *Boufford D. E.*, *Ohba H.* (eds). Flora of Japan. Vol. 1. *Pteridophyta* and *Gymnospermae*. Tokyo, 1995. 302 p.

Ohwi I. Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p.

Theret J. W. *Psilotaceae* Kanitz // Flora of North America. Vol. 2. New York; Oxford, 1993. P. 16—17.

SUMMARY

The record of *Psilotum nudum* (L.) Beauv., a new species to the flora of Russia, in the Kunashir Island (Kuril Islands) is reported. It occurs on a moist warm stream bank near hot springs. A small population numbers up to 20 vegetative plants. The locality of the species in Kunashir is obviously relict.

© З. В. Кожевникова,[1] Р. И. Коркишко,[2] А. Е. Кожевников[1]

ASARUM HETEROTROPOIDES VAR. *MANDSHURICUM* (*ARISTOLOCHIACEAE*) — НОВЫЙ ТАКСОН ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ

Z. V. KOZHEVNIKOVA, R. I. KORKISHKO, A. E. KOZHEVNIKOV. *ASARUM HETEROTROPOIDES* VAR. *MANDSHURICUM* (*ARISTOLOCHIACEAE*), A NEW TAXON TO THE FLORA OF RUSSIA

[1] Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232) 31-01-93
E-mail: aka@ibss.dvo.ru
[2] Государственный природный биосферный заповедник «Кедровая Падь» ДВО РАН
692710 Приморский край, пос. Приморский, ул. Заповедная, 10
E-mail: kedrpad@mail.ru
Поступила 02.04.2007

На юго-западе Приморского края близ государственной границы с КНДР выявлен новый для флоры России таксон — *Asarum heterotropoides* F. Schmidt var. *mandshuricum* (Maxim.) Kutag., распространенный в Северо-Восточном Китае и, по-видимому, на п-ове Корея. Растения из Приморья отличаются несколько иной локализацией окраски околоцветника (грязно-пурпурной трубкой, зелеными лопастями и пурпурной каймой в зеве). Сообщаются новые сведения о географическом распространении типовой разновидности *A. heterotropoides* на российском Дальнем Востоке.

Ключевые слова: российский Дальний Восток, флористические находки, *Aristolochiaceae*, *Asarum*.

Согласно современным ботаническим сводкам (Ворошилов, 1982; Харкевич, 1985; Черепанов, 1995; Флора.., 2006), во флоре российского Дальнего Востока (РДВ) известно 2 восточноазиатских вида из рода *Asarum* L. (копытень) — *A. sieboldii* Miq., описанный из Японии, и *A. heterotropoides* F. Schmidt, описанный с о-ва Сахалин. При этом первый приурочен исключительно к материковой части юга РДВ, где достигает 50—52° с. ш. (Приморье, бассейн и долина Среднего и Нижнего Амура на участке от нижнего течения р. Зеи до оз. Болонь), а второй, представленный на РДВ только типовой разновидностью, — к его островным территориям (южная и средняя части о-ва Сахалин — примерно до 53° с. ш. и южные Курилы — до 46° с. ш.). Помимо этих данных, основанных на достоверных гербарных материалах из LE, MW, MHA и VLA, только в работе Т. Е. Тепляковой (1985) есть указание о произрастании *A. heterotropoides* на территории Приморского края, для которого он приводится наряду с п-овом Корея, островами Сахалин и Хоккайдо. Это указание мы склонны считать ошибочным, так как отсутствуют какие-либо ссылки на подтверждающие материалы. Кроме того, *A. sieboldii* в этой работе приводится лишь для Японии (исключая о-в Хоккайдо), что, конечно, также не соответствует действительности.

Однако, как выяснилось совсем недавно, *A. heterotropoides* был обнаружен Ю. Н. Глущенко (2000) в окрестностях г. Николаева-на-Амуре в оставшихся после интенсивных рубок фрагментах зеленомошной елово-пихтовой тайги в истоках р. Верхняя Пахта. Эта находка значительно оторвана от основного ареала *A. heterotropoides* и расширяет представления о его распространении на РДВ к северу (примерно до 53° с. ш.) и на запад (в материковую часть РДВ). К сожалению, нам не удалось обнаружить гербарных образцов, о передаче которых на хранение в Биолого-почвенный институт ДВО РАН (VLA) указывает в статье автор. В целом эта информация может считаться достаточно достоверной, поскольку, по устному утверждению коллектора и автора сообщения Ю. Н. Глущенко, гербарные матери-

алы были просмотрены автором обработки сем. *Aristolochiaceae* для флоры РДВ проф. С. С. Харкевичем, подтвердившим видовую принадлежность образцов. Вместе с тем гербарные материалы по *A. heterotropoides* с Нижнего Амура, по всей видимости, следует считать утерянными, а приведенные выше сведения — нуждающимися в документальном подтверждении.

Основными отличительными признаками в ключах для определения *A. sieboldii* и *A. heterotropoides* служат форма и положение долей (лопастей) околоцветника в период цветения (Ohwi, 1965; Kitagawa, 1979; Ворошилов, 1982; Харкевич, 1985; Fu, 1995, и др.). У *A. sieboldii* доли околоцветника дельтовидные или сердцевидно-овальные, острые или притупленные, прямые или расходящиеся (косо отогнутые наружу), но никогда не завернутые (сильно отогнутые назад, на трубку венчика), а у *A. heterotropoides* — сердцевидные, тупые, наполовину или целиком завернутые наружу. Но следует отметить, что рассматриваемые виды копытня весьма близки между собой и обладают определенным полиморфизмом, что вызывает значительные трудности при их идентификации и установлении статуса отдельных внутривидовых таксонов. В связи с этим во флористической литературе нередко возникают неясности и разночтения относительно таксономического статуса и географического распространения как самих видов, так и их внутривидовых таксонов.

Так, В. Л. Комаров (1903) для территории Маньчжурии, а также Японии и Сахалина приводит только *A. sieboldii*, в синонимы к которому отнесен *A. heterotropoides*, хотя и отмечает, что имеются указания К. И. Максимовича (Maximowicz, 1872) на несходство экземпляров из Японии, Маньчжурии и с о-ва Сахалина. Противоположный взгляд на взаимоотношения этих таксонов у M. Kitagawa (1979), который для Северо-Восточного Китая (Маньчжурии) указывает уже только *A. heterotropoides* с двумя вариациями: var. *mandshuricum* (Maxim.) Kitag., описанную в 1872 г. Максимовичем как *A. sieboldii* Miq. var. *mandshuricum* Maxim., и var. *seoulense* (Nakai) Kitag. — новую номенклатурную комбинацию, описанную ранее в составе *A. sieboldii* как *A. sieboldii* Miq. var. *seoulense* Nakai. Отметим, что сам T. Nakai (1914), автор новой разновидности — var. *seoulense* — описанной с горы Пектусан в северной Корее, в качестве основного диагностического признака, отличающего ее от *A. sieboldii* s. str., приводил густоопушенные снизу листовые пластинки. С другой стороны, в ключе для определения видов рода *Asarum* флоры Северо-Восточного Китая (Fu, 1995), для данной территории приведены только 2 разновидности копытня, относящиеся к разным видам: *A. heterotropoides* var. *mandshuricum* (Maxim.) Kitag. и *A. sieboldii* Miq. var. *seoulense* Nakai, которые по диагностическим признакам расходятся как соответствующие виды (доли околоцветника, завернутые наружу, или доли околоцветника ровные, прямые).

В обработке сем. *Aristolochiaceae* во «Flora of China» (Huang et al., 2003) на территории Китая приведено 39 видов из рода *Asarum*, в том числе *A. sieboldii* [с которым синонимизируется *A. sieboldii* var. *seoulense* Nakai и *Asiasarum heterotropoides* (F. Schmidt) F. Maekawa var. *seoulense* (Nakai) F. Maekawa], и *A. heterotropoides*. Особо отмечается, что типовая разновидность *A. heterotropoides* характерна для Японии, а весь материал с территории Китая принадлежит к эндемичной форме — *A. heterotropoides* f. *mandshuricum* (Maxim.) Kitagawa. В синонимы к последнему таксону отнесены *A. sieboldii* Miquel var. *mandshuricum* Maxim. и *Asiasarum heterotropoides* (F. Schmidt) F. Maekawa var. mandshuricum (Maximowicz) F. Maekawa. Остается, правда, неясным происхождение комбинации *A. heterotropoides* f. *mandshuricum*, поскольку именно M. Kitagawa является автором комбинации *A. heterotropoides* var. *mandshuricum* (Maxim.) Kitag. и он придерживался этой точки зрения в дальнейшем (Kitagawa, 1979). Наконец, укажем, что, по последним данным,

A. heterotropoides для флоры Кореи не приводится, а указывается только *A. sieboldii* s. str. (*A. sieboldii* var. *sieboldii*) и его разновидность *A. sieboldii* var. *seoulense* Nakai (Y. Lee, 1993; Y. Lee, 1996; Oh, Pak, 2001).

В 1993—1994-х и 1999—2000-х годах авторами во время проведения флористических исследований в юго-западном Приморье был сделан ряд интересных флористических находок представителей теплоумеренной восточноазиатской флоры (Кожевников, Кожевникова, 1999, 2000а, б, в, 2001а, б, и др.), среди которых оказался копытень из близкого родства *A. heterotropoides*: «Приморский край, Хасанский р-н, в 8 км к востоку от пос. Хасан, седловина между высотой 180 м и западной вершиной массива горы Голубиный Утес, высота 150—160 м над ур. м., дубово-березовый лес, уникально (в одном месте), 3 IX 1999, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова; ... западный склон горы Голубиный Утес, дубняк (*Quercus dentata* Thunb.) с примесью лещины разнолистной, 22 V 2000, З. В. Кожевникова, Р. И. Коркишко» (VLA). В отличие от типовой разновидности *A. heterotropoides* var. *heterotropoides* с равномерной багряно-коричневой окраской околоцветника, распространенной в Японии и на островах в приокеанической части РДВ, эти растения имели пестро окрашенный (двуцветный) околоцветник, что свойственно маньчжурской разновидности этого вида — var. *mandshuricum* (Maxim.) Kitag. (Maximowicz, 1872).

Ниже приводим описание растений, составленное по гербарным образцам и наблюдениям в природе на месте их сбора, а также по результатам наблюдений в период с 2001 по 2006 г. за пересаженными в окрестности усадьбы заповедника Кедровая Падь особями.

Asarum heterotropoides F. Schmidt var. *mandshuricum* (Maxim.) Kitag., 1939, Lineam. Fl. Mansh.: 174; Fu, 1995, Clav. Plant. Chinae Boreal.-Orient.: 220. — *Asarum sieboldii* Miq. var. *mandshuricum* Maxim., 1872, Mél. Biol. 8 : 399, in nota. — *A. heterotropoides* f. *mandshuricum* (Maxim.) Kitag. ex Huang, Gilbert, Kelly, 2003, in Fl. Chin. 16 : 251.

Травянистый многолетник до 16(25) см выс. Корневище горизонтальное, до 3 мм в диам., с многочисленными малоразветвленными корнями 1.0—1.5(2) мм в диам. Катафиллы почковидные, расположены попарно в основании листьев (верхний — 8 мм выс. и 10—14 мм шир., с глубокой выемкой на верхушке), по краю короткореснитчатые. Листья парные (на вегетативных побегах могут быть одиночные), с черешками 15—20(24) см дл. Листовые пластинки сердцевидные или сердцевидно-почковидные, с тупоугольной или округленной верхушкой, 4—8(12) см дл. и 5—8(14) см шир., тонкие, светло-зеленые, равномерно окрашенные, цельнокрайние, по краю с когтевидными волосками, с глубоко сердцевидным основанием и налегающими друг на друга лопастями (1.5)2 × (2.5)3 см. Нижняя их поверхность рассеянно опушена отстоящими волосками, верхняя — только по жилкам короткими папиллообразными прижатыми волосками. Цветки одиночные. Цветоножка до 4—5(7) см дл., в период цветения прямоугольно согнутая под цветком, при плодах прямая. Околоцветник простой. Трубка цветка бокальчатая, 0.8(1.2) см дл., 1.0(1.2) см шир., грязно-пурпурная, с зеленоватыми вкраплениями, на внутренней поверхности с 20 продольными ребрами. Лопасти отгиба в числе 3, грязно-зеленые, с темно-пурпурными вкраплениями, треугольные, 0.8(1.2) см дл., 1.0(1.2) см шир., отогнутые наружу, с пурпурной каймой около 2 мм шир. вокруг зева цветка. Во время цветения лопасти отгиба заворачиваются наверх и прилегают вплотную к трубке, закрывая ее почти до основания. Тычинок 12, тычиночные нити 1.1 мм дл., слегка длиннее или равные пыльникам, связники не выступают за пыль-

ники. Завязь верхняя (полунижняя?), столбиков 6, срастающихся только в основании, с латеральными неглубоко-двураздельными рыльцами. Плод — коробочка, до 1.5 см дл., 1.4 см шир. Семена многочисленные, овальные, светло-коричневые, 3.4—3.5 мм дл., 1.5—1.8 мм шир. Элайсома немного длиннее семени, белого цвета. Цветение — с 15 мая; плодоношение — с 15 июля.

Разреженные дубняки из дуба зубчатого с кустарником и разнотравьем по приморским склонам. — Юго-запад Приморского края (близ границы с КНДР). — Общ. распр.: Сев.-Вост. Китай, Корея (?). — Разновидность описана из Сев.-Вост. Китая (тип — ?).

Помимо завернутых наружу и почти полностью закрывающих трубку лопастей околоцветника данный таксон отличается от *A. sieboldii* более длинными (до 24 см) черешками листьев, желтовато-зеленой окраской листовых пластинок, более длинной (до 7 см) цветоножкой, а также сроками начала цветения, сдвинутыми почти на месяц позже. Приведенное С. С. Харкевичем (1985) в описании для *A. heterotropoides* количество тычинок (6) и пестиков (3) мы считаем ошибочным, поскольку все гербарные материалы, а также известные нам публикации говорят о наличии у обоих видов 12 тычинок и 6 пестиков (Ohwi, 1965; Satake et al., 1982; Fu, 1995; Huang et al., 2003, и др.). Да и сам автор (С. С. Харкевич) не включил эти отличия в число диагностических. По данному признаку J. Ohwi (1965) разграничивает *A. sieboldii* и *A. dimidiatum* F. Maekawa, обитающий в Японии (острова Сикоку и Кюсю).

Непосредственное знакомство с работой Максимовича (Maximowicz, 1872), в которой он описывает маньчжурскую разновидность *A. heterotropoides*, позволило, однако, выяснить, что автором для нее отмечается, как и в нашем случае, двуцветная окраска околоцветника, но с несколько иным ее расположением (как бы зеркально противоположная), — зеленая трубка и грязно-пурпуровые лопасти отгиба (а не грязно-пурпурная с зеленоватыми вкраплениями трубка, зеленые с темно-пурпурными вкраплениями лопасти и пурпурная кайма в зеве как у наших растений). Таким образом, обнаруженные нами растения по характеру окраски околоцветника четко отличаются от типовой разновидности — *A. heterotropoides* var. *heterotropoides*, распространенной на островных территориях Восточной Азии, но и не вполне соответствуют исходному описанию маньчжурской разновидности — *A. heterotropoides* var. *mandshuricum* (Maxim.) Kitag., характерной для материковых территорий.

Вероятно, необходимы новые наблюдения в природе по всему ареалу *A. heterotropoides* var. *mandshuricum* (при сушке венчик у *A. heterotropoides* s. l. приобретает равномерно грязно-пурпуровую окраску). Возможно, что отмеченные различия в окраске венчика у var. *mandshuricum* из Приморья представляют лишь один из вариантов ее изменчивости. Кроме того, ареал *A. heterotropoides* var. *mandshuricum*, по-видимому, также нуждается в уточнении, поскольку Kitagawa (1979) приводит эту разновидность для Кореи, но в последних сводках по флоре Кореи (T. Lee, 1993; Y. Lee, 1996) она отсутствует.

Выполненные исследования по видам рода *Asarum* флоры РДВ позволяют сделать заключение, что типовая разновидность *A. heterotropoides* Fr. Schmidt var. *heterotropoides*, по-видимому, распространена несколько шире, чем это указывается в современной сводке по флоре РДВ (Харкевич, 1985). Произрастание типичных представителей *A. heterotropoides* на Нижнем Амуре имеет, вероятно, реликтовый характер. В плейстоцене *A. heterotropoides* s. str. имел реальную возможность проникнуть на материк в результате контакта о-ва Сахалин с материковой сушей РДВ в области устья р. Амур (Амурского лимана), подобно таким видам, как *Corydalis multiflora* Mikhailova, *Vaccinium axillare* Nakai, *V. praestans* Lamb. и др. На крайнем

юго-западе Приморского края *A. heterotropoides* s. l. представлен особой разновидностью, сходной по основным своим признакам с var. *mandshuricum* (Maxim.) Kitag, обитающей в Северо-Восточном Китае. От типовой разновидности растения из юго-западного Приморья отличаются пестро окрашенным (двуцветным, а не однотонным) околоцветником, более длинными листовыми черешками, а от типичной var. *mandshuricum* с зеленой трубкой — грязно-пурпурными лопастями и зеленой каймой в зеве, иной локализацией окраски околоцветника (грязно-пурпурной трубкой, зелеными лопастями и пурпурной каймой в зеве).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке президиума РАН и ДВО РАН (проекты № 04-1-ОБН-049, 04-2-0-00-012, 06-I-ОБН-094 и 06-II-СО-05-021).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Глущенко Ю. Н. Новая информация о распространении копытней на Дальнем Востоке России // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Межвуз. сб. научных тр. УГПИ. Вып. 4. Уссурийск, 2000. С. 124.

Комаров В. Л. Сем. *Aristolochiaceae* Blume // Флора Маньчжурии. СПб., 1903. Т. 2. С. 110—113.

Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Современное состояние и актуальные проблемы охраны биологического разнообразия сосудистых растений Приханковья (Приморский край) // IV Дальневосточная конф. по заповедному делу, 20—24 сентября 1999 г., Владивосток. Владивосток, 1999. С. 86—87.

Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Новый для флоры России род *Lipocarpha* (*Cyperaceae*) с территории российского Дальнего Востока (Приморский край) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000а. Т. 105. Вып. 2. 58 с.

Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Новый для флоры России вид *Utricularia caerulea* L. (*Lentibulariaceae*) с территории Хасанского природного парка (Приморский край) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000б. Т. 105. Вып. 3. С. 66—68.

Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Находка *Mitrasacme indica* Wight на российском Дальнем Востоке (Приморский край) из нового для флоры России семейства *Loganiaceae* (триба *Spigelieae*) // Бот. журн. 2000в. Т. 85. № 5. С. 130—134.

Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. *Hypericum laxum* (*Hypericaceae*) — новый вид для флоры России (Приморский край) // Бот. журн. 2001а. Т. 86. № 4. С. 160—163.

Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Новые находки теплоумеренных и субтропических реликтовых элементов флоры на юго-западе Приморского края // Биологические исследования на Горнотаежной станции (Сб. науч. тр.). Вып. 7. Владивосток, 2001б. С. 188—193.

Теплякова Т. Е. Род *Asarum* и его положение в семействе *Aristolochiaceae* // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 8. С. 1051—1057.

Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1—8 (1985—1996) / Под ред. А. Е. Кожевникова и Н. С. Пробатовой. Владивосток, 2006. 456 с.

Харкевич С. С. Сем. *Aristolochiaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 2. С. 19—21.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Fu Peiyun (ed.). Clavis plantarum Chinae Boreali-Orientalis. Scince Press, 1995. 1006 p.

Huang S., Kelly L. M., Gilbert M. G. *Aristolochiaceae* // Flora of China. Vol. 5 (*Ulmaceae* through *Basellaceae*). Beijing and St. Louis, 2003. P. 246—269. (*Aristolochiaceae* in Flora of China-http://www.efloras.org).

Lee T. B. Illustrated Flora of Korea. Seoul, 1993. 992 p.

Lee Y. N. Flora of Korea. Seoul, 1996. 1238 p.

Maximowicz C. J. Diagnoses breves plantarum novarum Japoniae et Mandshuriae // Bull. Mél. Biol. 1872. T. 8(3). P. 367—421.

Nakai T. LIX. Plantae novae Coreanae et et Japonicae. II // Fedde Repertorum specierum novarum regni. 1914. Vol. 13. P. 267.

Oh Y. C., Pak J. H. Distribution maps of Vascular Plants in Korea. Seoul, 2001. 999 p.
Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1081 p.
Kitagawa M. Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz, 1979. 715 p.
Satake Y., Ohwi Y., Kitamura S. et al. Wild Flowers of Japan. Vol. 2. Tokyo, 1982. 318 p.

SUMMARY

A new taxon to the flora of Russia — *Asarum heterotropoides* Fr. Schmidt var. *mandshuricum* (Maxim.) Kitag. — is found in the south-eastern Primorie Territory. The plants from Primorie have some peculiarities in the colour of flowers. Their description and diagnostic characteristics are given. New data on geographical distribution of *A. heterotropoides* s. str. in the Russian Far East are reported.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 582

© И. А. Шанцер

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ *OPHIORRHIZA* (*RUBIACEAE*, *RUBIOIDEAE*) В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА РАН (LE)

I. A. SCHANZER. TYPE SPECIMENS OF *OPHIORRHIZA* (*RUBIACEAE*, *RUBIOIDEAE*) IN THE HERBARIUM OF THE KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (LE)

Главный ботанический сад РАН
127276 Москва, Ботаническая ул., 4
Факс (495) 977-91-72
E-mail: ischanzer@mail.ru
Поступила 02.03.2007

В гербарии Ботанического института РАН (LE) хранятся 22 типовых образца рода *Ophiorrhiza* (*Rubiaceae*). Указывается их статус и приводятся тексты гербарных этикеток и протологов.
Ключевые слова: *Rubiaceae*, *Ophiorrhiza*, типовые образцы.

Род *Ophiorrhiza* L. является одним из крупнейших и вместе с тем наименее изученных родов *Rubiaceae*, ареал которого охватывает тропические и субтропические области Азии от Индии на западе до островов Тихого океана на востоке и от Японии на севере до Австралии на юге. В его составе было описано более 400 видов, однако общей ревизии рода до сих пор нет. Существующие региональные ревизии для Китая (Lo, 1990) и Индии (Deb, Mondal, 1997[2001]) носят в целом компилятивный характер. Единственным исключением является ревизия рода для островов Тихого океана (Darwin, 1976), представляющая собой действительно подробный и критический анализ видов этого региона. Но в ней автор воздержался от предложения какой-либо системы рода, так как им было охвачено только небольшое число видов, распространенных в окраинной части ареала рода. В ходе работы над ревизией рода *Ophiorrhiza* для флор Таиланда и Малезии мною был изучен гербарий, хранящийся в Ботаническом ин-те им. В. Л. Комарова. При этом 22 образца были идентифицированы как аутентичный материал. Среди них 2 образца являются голотипами, остальные представляют собой дублеты типов, хранящихся в гербариях Лондона (K, BM), Калькутты (CAL) и Гуандонга (IBSC). Особенно ценными являются дублеты последних, поскольку, судя по всему, их нет больше ни в одном другом гербарии в мире. Точное местонахождение голотипов названий, данных A. D. E. Elmer, мне неизвестно; во всяком случае его сборы, хранящиеся в Нью-Йорке (NY), все обозначены как изотипы. Дубликаты образцов A. D. E. Elmer, хранящиеся в LE, я также считаю изотипами. Ниже все образцы приводятся в алфавитном порядке названий. После номенклатурной цитаты последовательно указаны: статус образца, современное название страны места сбора, текст гербарной этикетки, местонахождение голотипа (если оно известно) и цитата из текста протолога.

Ophiorrhiza angustifolia Thwaites, 1859, Enum. Pl. Zeyl.: 140. — Isotypi: Шри Ланка, «Ceylon, 431»; «Ceylon, M. Thwaites 431» (holotypus K!). Протолог: «... — C. P. 431. Hab. Ambagamowa District».

O. argentea Wall. ex G. Don, 1834, Gen. Hist., 3 : 522. — Isotypus: Бангладеш, «Montes Sillet, H. B. & W. G[omez], 6229C» (holotypus K!). Протолог: «Wall. cat. no. 6229. ... Native of Silhet and Chittagong».

O. bicolor Elmer, 1934, Leafl. Philipp. Bot., 9 : 3211. — Isotypus: Филиппины, «Luzon, Pampanga Prov., Camp. Stotsenburg (Mt. Pinatubo) A. D. E. Elmer 21958». Протолог: «Camp Stotsenburg (Mt. Pinatubo), Pampanga Province, Luzon, May 1927, A. D. E. Elmer no. 21958».

Примечание. Незаконное название, являющееся позднейшим омонимом *O. bicolor* Craib, 1932, Fl. Siam. Enum., 2(1) : 62—63.

O. caespitulosa Elmer, 1908, Leafl. Philipp. Bot., 2 : 523—524. — Isotypus: Филиппины, «Island of Negros, Prov. Negros Oriental, Dumaguete (Cuernos Mts.) A. D. E. Elmer 10332». Протолог: «Dumaguete, Cuernos Mountains, Prov. of Negros Oriental, Negros, June 1908, Elmer 10332».

O. cana H. S. Lo, 1990, Bull. Bot. Res., Harbin, 10(2) : 20—22. — Isotypus: Китай, «Yunnan: without locality, 1956, Sino-Russ. Exped., 370» (holotypus IBSC). — Paratypus: Китай, «Yunnan: without locality, 1956, Sino-Russ. Exped., 897» (LE). Протолог: «Yunnan: without locality, Sino-Russ. Exped. 370 (type IBSC), 897».

O. cantoniensis Hance, 1862, Ann. Sci. Nat. Bot., 4(18) : 222. — Isotypus: Китай, «China ad Ting u chan, prov. Cantoniensis, Jan. 1862, Sampson, 9012» (holotypus K!). Протолог: «Ad Ting I shan, prov. Cantoniensis, m. Jan. 1862, leg. cl. Theoph. Sampson. (Herb. propr., n. 9012)».

O. caudipetala C. B. Clarke ex Deb et Mondal, 1982, Kew Bull., 37 : 483. — Specimen authenticum: Индия, «Shillong C. B. Clarke 44642 06.09.1886. sp. nova» (LE). Протолог: «Shillong, ca. 1830 m, 4 June 1886, Clarke 44072C (holotypus — CAL); 44072A (isotypus — K); 44072E (isotypus — BM); paratipi: India. Meghalaya, Khasi Hills. East gorge below Dumpeh, ca. 1800. m, 3 June 1911, I. H. Burkill & Banerji 35181 (CAL); Shillong: ca. 1500 m, April 1946, Bor 177 (DD); ca. 1800 m, 9 August 1885 C. B. Clarke 38634A (K); Mawphlong, ca. 1800 m, 15—29 April 1954, Thakur Rupchand 7604 (L.); Pinursla, 8 May 1958, Nayar et al. 50012 (LWG); Shillong peak, ca. 1800 m, 16 May, Nayar et al. 50509 (LWG)».

Примечание. Образцы этого вида были собраны C. B. Clarke в 1886 г. и дубликаты разосланы во многие гербарии. Однако формального описания C. B. Clarke сделано так и не было, так что название *O. caudipetala* оставалось nomen nudum вплоть до его валидизации (Deb, Mondal, 1982). D. B. Deb и D. C. Mondal указали в качестве типа образец с номером 44072, собранный 4 июня 1886 г., приведя еще один образец (38634A) из первоначальной коллекции C. B. Clarke в качестве одного из паратипов. Образец, хранящийся в LE в протологе D. B. Deb и D. C. Mondal, не процитирован, так что формально он типом не является. Тем не менее он, безусловно, входил в первоначальную коллекцию C. B. Clarke, так как определение с пометкой «species nova» сделано рукой самого C. B. Clarke.

O. chinensis H. S. Lo forma *emeiensis* H. S. Lo, 1990, Bull. Bot. Res., Harbin, 10(2) : 74. — Paratypus: Китай, «Sichuan: Eemishan, 1956, Sino-Russ. Exped., 1989». Протолог: «Sichuan: Eemishan, G. H. Yang 54183 (type IBSC); same locality, G. H. Yang 54584; same locality, D. H. Du 114, 913; same locality, T. T. Yu 310; same locality, Ching & Chun 77; same locality, Sino-Russ. Exped. 1989; same locality, X. L. Sun 2112;

same locality, Z. B. Peng 6046; same locality, C. H. Hsiung et al. 30090; same locality, W. P. Fang 14677, 15947, 16098, 16170, 16292, 16412, 17083, 18674».

O. decumbens Gardner ex Thwaites, 1859, Enum. Pl. Zeyl.: 419. — Isolectotypus: Шри Ланка, «Ceylon, M. Thwaites, 3656» (lectotypus CAL, Deb и Mondal, 1997[2001]). Протолог: «—C. P. 3656. Hab. Common in the Central Province».

O. extenuata S. Moore, 1924, J. Bot., 62 (Suppl.): 48. — Isotypus: Индонезия, «Sumatra, Mt. Dempo, 5000 ft., 1880, H. O. Forbes, 2299a» (holotypus BM!). Протолог: «S.; Mt. Dempo, 5000 ft. 2299a».

O. bracteolata Wall. ex G. Don, 1834, Gen. Hist., 3 : 521. — Isotypus: Непал, «6228 A. Wallich» (holotypus K!). Протолог: «Wall. cat. no. 6228. ... Native of the valley of Nipal, in dark moist situations».

Примечание. В рукописном каталоге Wallich образцы *O. bracteolata* отмечены «6228A Napalia» и «6228B Sillet». Из них только 6228A соответствует протологу G. Don и является типом. Этот же образец обозначен как тип и в работе D. B. Deb и D. C. Mondal (1997[2001]). Название *O. bracteolata* является поздним синонимом *C. fasciculata* G. Don, 1825, Prodr. Fl. Nepal: 136.

O. glechomaefolia Thwaites, 1859, Enum. Pl. Zeyl.: 140 — Isotypus: Шри Ланка, «Ceylon, M. Thwaites, 1708». Протолог: «— C. P. 1708. Hab. Forests of the Central Province».

O. grandiflora Wight, 1846, Icon. Pl. Ind. Orient., 3 : 4; t. 1069. — Isolectotypus: Индия, «Peninsula Indiae Orientalis. Shevagherry hills, August 1836, Herb. Wight; Distr. at the Royal Gardens, Kew. 1866-8, No. 1347» (lectotypus K!, Deb & Mondal, 1997[2001]). Протолог: «Shevagherry hills, August 1836, Wight».

O. harrisiana B. Heyne in Wight et Arn. ex Hook. f., 1880, Fl. Brit. India, 3 : 78. — Isotypus: Индия, «[Herb. Wallich] 6236» (holotypus K!). Протолог: Индия, Непал, Бангладеш, «Hilly districts of India from Nipal eastward to the Khasia Mts., alt. 0—5000 ft. Assam, Sulhet, Chittagong, Tenasserim, [by] Helfer (Kew Distrib. 2857), Griffith (Kew Distrib. 2857-8-9); Eastern Peninsula, from the Concan southwards; Ceylon ... Var. 1. Harrisiana, Wall. Cat. 6236».

Примечание. R. Wight и Arnott Walker (1834) в своем «Prodromus Florae Peninsulae Indiae Orientalis» привели название *O. harrisiana* Heyne без описания, но со ссылкой на образец «Wall. L. n. 6236». Название было валидизировано только J. Hooker (1880), который привел несколько разновидностей, причем образец «Wall. Cat. 6236» процитирован им при разновидности «Var. 1. Harrisiana». Соответственно именно образец Wallich, а не приведенные выше по тексту указания на сборы Helfer (Kew Distrib. 2857) и Griffith (Kew Distrib. 2857-8-9), следует считать типовым.

O. involucrata Elmer, 1908, Leafl. Philipp. Bot., 2 : 351—352. — Isotypus: Филиппины, «Isl. Luzon, Prov. Tayabas, Lucban, May 1907, A. D. E. Elmer 7603». Протолог: «Lucban, Prov. of Tayabas, Luzon, May 1907, Elmer 7603».

O. lurida Hook. f., 1880, Fl. Brit. India, 3 : 82—83. — Paralectotypus: Индия, «East Himalaya, Herb. Griffith, 2852» (Lectotypus K!, Deb & Mondal, 1997[2000]). Протолог: «*Ophiorrhiza* No. 12, Herb. Ind. Or. H. f. & T.; Sikkim Himalaya, alt. 3—4000 ft., Herb. Griffith (Kew Distrib. 2852), J. D. H. & T. T., C. B. Clarke».

O. pingbienensis H. S. Lo, 1990, Bull. Bot. Res., Harbin, 10(2) : 20. — Paratypus: Китай, «Yunnan: Pingbien, Sino-Russ. Exped., 1956, 3751» (holotypus IBSC). Протолог: «Yunnan: Pingbien, H. T. Tsai 63444 (type IBSC); same locality, K. M. Feng 4516; same locality, Sino-Russ. Exped. 3751».

O. rosea Hook. f., 1880, Fl. Brit. India, 3 : 78—79. — Isosyntypus: Индия, «*O.* (*discolor* Brown) *rosea* Hook.: Gualpar Herb. Wallich 6232B». Протолог: «O. discolor, Wall. Cat. 6232 B. *Ophiorrhiza*, 6 Herb. Ind. Or. H. f. & T. Eastern Himalaya from Sikkim to Mishmi, and Khasia Mts., alt. 4—7000 ft., common».

Примечание. В работе Deb, Mondal (1997[2001]) в качестве голотипа указан образец «Khasi hills, 1200—1500 m, J. D. Hooker & T. Thomson *Ophiorrhiza* 6» (K). Однако текст этикетки процитирован ими неточно, так как на оригинальных этикетках Гукера и Томсона высота над уровнем моря всегда указывается в футах. В Гербарии Кью хранятся 2 образца с разными датами, обозначенные как «*Ophiorrhiza* 6», выбрать из которых голотип не представляется возможным. Более того, в протологе (Hooker, 1880) после диагноза процитированы два образца (Wall. Cat. 6232 B и *Ophiorrhiza*, 6), которые следует считать синтипами.

O. rufipilis H. S. Lo, 1990, Bull. Bot. Res., Harbin, 10(2) : 17—18. — Paratypus: Китай, «Yunnan: Pingbien, 1956, Sino-Russ. Exped., 2454». Протолог: «Yunnan: Malipo, C. W. Wang 86940 (type IBSC); same locality, K. M. Feng 22634, 22977; Yanshan, C. W. Wang 84701; Guangnan, C. W. Wang 88062; Luchuan, Luchuan Exped. 766, 871; Pingbien, Sino-Russ. Exped. 2454».

O. rugosa Wall. in Roxb., 1824, Fl. Ind., ed. Carey, 2 : 547. — Isotypus: Непал, «Nepal, 1821, 6235» (holotypus K!). Протолог: «...in forests on Shivapoor and other high mountains in the valley of Nipal...».

Примечание. Хотя N. Wallich (Roxburgh, 1824) в протологе не указывает однозначно типового образца, в его рукописном каталоге определение *O. rugosa* имеют только образцы с номером 6235, которые и следует считать типами. Голотип хранится в гербарии Wallich в Кью.

O. stenophylla Valeton, 1912, Bot. Jahrb. Syst., 48 : 110. — Holotypus: Малайзия, «Sarawak, Borneo, 1865—68, O. Beccari, 976». Протолог: «N.-Borneo (Beccari 976 in Herb. Petrop.)».

O. tashiroi Maxim., 1888, Bull. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersburg, 32 : 489. — Holotypus: Япония, «Archip. Yayama inter Liukiu et Formosa, 1886, A. Tashiro, 18». Isotypus: Япония, «A. Tashiro, 18». Протолог: «Archipelago Ya-yama in vallibus, praecipue ad rivulos A. Tashiro flor. 1886».

Благодарности

Автор искреннее признателен кураторам гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова и Королевского ботанического сада Кью за возможность работы с их коллекциями, И. Д. Илларионовой за неоценимую помощь в поиске образцов *Ophiorrhiza* среди сборов Советско-Китайской экспедиции 1956 г., а также Г. А. Лекареву за финансовую поддержку моей поездки для работы в Гербарии ботанического сада Кью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Darwin S. P. The Pacific species of *Ophiorrhiza* L. (*Rubiaceae*) // Lyonia. 1976. Vol. 1. N 2. P. 47—102.

Deb D. B., *Mondal D. C.* Two new species of *Ophiorrhiza* (*Rubiaceae*) from the Khasi Hills, India // Kew Bull. 1982. Vol. 37. N 3. P. 483—487.

Deb D. B., *Mondal D. C.* Taxonomic revision of the genus *Ophiorrhiza* L. (*Rubiaceae*) in Indian subcontinent // Bull. Bot. Surv. India. 1997, publ. 2001. Vol. 39. N 1—4. P. 1—148.

Hooker J. D. Rubiaceae / Ed. by J. D. Hooker. The Flora of British India. Reeve & Co., London, 1880. Vol. 3. N 7. P. 1—192.

Lo H.-S. Taxonomic revision of the Chinese species of *Ophiorrhiza* (*Rubiaceae*) // Bull. Bot. Res. North-East. Forest. Inst. 1990. Vol. 10. N 2. P. 1—82.

Roxburgh W. Flora Indica / Ed. by W. Carey. Vol. 2. Mission Press, Serampore, 1824.

Wight R., *Arnott-Walker G. A.* Prodromus florae Peninsulae Indiae Orientalis. Vol. 1. Parbury & Allen, London, 1834.

SUMMARY

There are 22 type specimens of *Ophiorrhiza* (*Rubiaceae*) kept in the Herbarium LE. The paper indicates their status along with the texts of herbarium labels and protologues.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47 + 57) : 58

© С. В. Саксонов,[1] В. В. Соловьева,[2] В. И. Матвеев[2]

ТАМАРА ИВАНОВНА ПЛАКСИНА
(к 70-летию со дня рождения)

S. V. SAKSONOV, V. V. SOLOVYEVA, V. I. MATVEEV. TAMARA IVANOVNA PLAKSINA (ON HER 70TH ANNIVERSARY)

[1] Институт экологии Волжского бассейна РАН
445003 Тольятти, ул. Комзина, 10
E-mail: saxonoff@pochta.ru
[2] Самарский государственный педагогический университет
443090 Самара, ул. Антонова-Овсеенко, 26
Поступила 28.02.2007

Жизненный путь и становление ученого-флориста, доктора биологических наук, профессора Тамары Ивановны Плаксиной тесно связаны с г. Самарой и Самарским краем. Родилась Тамара Ивановна 20 января 1937 г. в г. Куйбышеве в семье рабочего. После окончания средней школы № 158 поступила в Куйбышевский государственный педагогический институт (КГПИ) им. В. В. Куйбышева на факультет естествознания. Будучи студенткой, а позже учителем Неклюдовской восьмилетней школы Камышлинского р-на, принимала активное участие в научно-исследовательской работе кафедры ботаники педагогического института. В 1960 г. она была приглашена на должность младшего научного сотрудника в Куйбышевский областной музей краеведения.

В 1965 г. по рекомендации кафедры ботаники Куйбышевского педагогического института ассистент Т. И. Плаксина была направлена в аспирантуру кафедры органической и биологической химии Московского государственного педагогического института (МГПИ) им. В. И. Ленина. 21 декабря 1970 г. она успешно защитила кандидатскую диссертацию. С 1970 г. Т. И. постоянно работает в Самарском государственном университете (СГУ). Многолетние флористические исследования, проводимые Т. И., охватывают обширную территорию Среднего Поволжья и Заволжья. Ею много сделано по охране гено- и ценофонда природных биогеоценозов Самарской обл. Так, благодаря исследованиям Т. И., организовано 67 памятников природы, которые описаны в книгах «Природы Куйбышевской области» (1990) и «Зеленой книге Поволжья» (1995).

Интенсивная научно-исследовательская работа по изучению флоры Заволжья, Приволжской возвышенности и Южного Урала, многочисленные экспедиции, выступления на конференциях различного уровня и, конечно, неутомимый труд и жажда познания мира природы послужили предпосылками блестящей защиты докторской диссертации «Флора Волго-Уральского региона» (1994 г.) в Московском государственном университете (МГУ) им. М. В. Ломоносова по специальности ботаника.

В настоящее время Т. И. работает в должности профессора на кафедре экологии, ботаники и охраны природы Самарского госуниверситета, успешно читает курсы «Местная флора», «География растений», ведет практикум по систематике растений, имеет аспирантуру по специальности ботаника. В 1996 г. Т. И. была избрана членом-корреспондентом Российской академии естественных наук.

Большой вклад внесен Т. И. в изучение природы Жигулевского государственного заповедника им. И. И. Спрыгина. Ею проведена инвентаризация флоры этой уникальной природной территории, проанализирована динамика флоры за 50 лет под влиянием антропогенного фактора, выявлены новые, редкие и исчезающие виды.

Материалы с описанием новых видов для территории области на протяжении многих лет публикуются в «Ботаническом журнале», изданиях Русского ботанического общества, активным членом которого Т. И. является с 1963 г. С 1978 г. научно-исследовательская работа Т. И. вошла в Координационный план АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира». По материалам исследований Т. И., в «Красных книгах СССР» (1984) и РСФСР (1988) приводятся данные о состоянии популяций видов шиверекии подольской, шаровницы крапчатой и молочая жигулевского.

Т. И. ведет большую научно-методическую работу. Она является соавтором учебного пособия «Природа Самарской Луки» и автором методических указаний к лабораторным занятиям по «Систематике низших растений» и «Морфологии растений», практикума «Сосудистые растения Волго-Уральского региона» для программных курсов по специализации «Растительные ресурсы» и «Местная флора». Педагогическое призвание Т. И. нашло отражение во многих научно-популярных публикациях природоохранительного содержания, обращенных к подрастающему поколению в сборниках Куйбышевского книжного издательства «Зеленый шум», «Наш друг — природа», а также на страницах местных газет и журналов.

Т. И. имеет более 300 научных работ, опубликованных в центральных и местных издательствах, а также за рубежом. Публикации посвящены двум направлениям: биохимии полиплоидных растений и изучению растительного покрова Среднего Поволжья. Опубликовано 15 работ монографического характера и разделов в монографиях, в их числе «Atlas Florae Europaeae» (1983, 1986, 1989), «Сосудистые растения Жигулевского заповедника» (1992), «Редкие, исчезающие растения Самарской области» (1998), «Конспект флоры Волго-Уральского региона» (2001). Кроме того, большая работа выполнена при подготовке «Красной книги Самарской области» (раздел высшие растения).

За 50 лет научно-исследовательской работы Т. И. собрала и обработала более 20 тыс. гербарных листов из природы местного края (от Волги до Урала, средняя полоса). Образцы полевых сборов хранятся в Ботаническом институтa им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, Главном ботаническом саду РАН, Московском государственном университете, Самарском госуниверситете, Самарском педагогическом университете, Жигулевском заповеднике, Самарском областном историко-краеведческом музее. В настоящее время благодаря высокой активности, неиссякаемой энергии и постоянному научному поиску, Т. И. в Самарском госуниверситете организована научно-исследовательская лаборатория «Гербарий» и готовится к изданию иллюстрированный «Определитель высших растений Волго-Уральского региона».

Т. И. — талантливый и опытный педагог, достойный наставник молодых ученых, научный руководитель ряда кандидатских диссертаций. Многие годы Т. И.

является членом советов по защите кандидатских диссертаций в Оренбургском государственном педагогическом университете по специальности ботаника и в Самарском государственном университете по специальности экология.

Очень трудно охватить весь круг интересов и научно-общественной жизни доктора биологических наук, профессора Т. И. Плаксиной, настолько он широк и разнообразен. Мы выделили лишь основные направления исследований и учебно-методической деятельности, более подробно узнать о результатах научной работы Т. И. и ее учеников можно непосредственно из работ, библиографический список которых опубликован (Матвеев и др., 1997).

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ Т. И. ПЛАКСИНОЙ ПОСЛЕ 1995 г.

1996. Восточные элементы в флоре Среднего Поволжья и Заволжья // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока: Тез. докл. II Российской конф. Красноярск. С. 87—88.

О происхождении некоторых видов Заволжья // Матер. IX Всерос. совещ. по филогении растений. М. С. 109—111.

Флористические находки в Самарской области // Бот. журн. Т. 81. С. 111—112. (Совместно с Л. В. Гусевой и И. М. Стрижовой).

1997. (Рец.). Метвеев Т. М. Аллелопатия как фактор экологической среды // Бот. журн. Т. 82. № 4. С. 146—148. (Совместно с А. В. Виноградовым).

1998. Редкие, исчезающие растения Самарской области. Самара: Самарский ун-т. 272 с.

Современное состояние природной флоры Волго-Уральского региона // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тез. докл. XI Делегат. съезда Русск. бот. о-ва. СПб. С. 201—202.

Флористическое наследие И. И. Спрыгина для территории Волго-Уральского региона // Матер. конф., посвященной 120-летию со дня рожд. И. И. Спрыгина. Пенза. С. 43—47.

Флористические особенности Общего Сырта // Проблемы сохранения биоразнообразия аридных регионов России: Матер. Междунар. науч.-практ. конф. Волгоград. С. 91—93.

1999. Ботанические памятники природы в Волго-Уральском регионе // Изучение и охрана биологического разнообразия природных ландшафтов Русской равнины: Матер. Междунар. конф. Пенза. С. 57—61.

Жизненный и творческий путь Н. М. Матвеева (к 60-летию со дня рождения) // Вопросы экологии и охраны природы в лесостепной и степной зонах: Междунар. межвуз. сб. науч. тр. Самара: Самарский ун-т. С. 5—33. (Совместно с В. Г. Терентьевым, С. А. Сачковым, А. В. Виноградовым и Т. А. Панкратовым).

Новые материалы по флоре Правобережья Средней Волги // Матер. Междунар. конф. Пенза. С. 128—130.

Самарская Лука — феномен природы Среднего Поволжья // Вестн. Самарского гос. ун-та. Естественнонауч. вып. Самара. № 2(12). С. 158—171.

Новые материалы по флоре Башкирского Предуралья // Фауна и флора Республики Башкортостан: проблемы их изучения и охраны. Уфа. С. 82—84.

Охрана генофонда природной флоры Волго-Уральского региона // Б. П. Колесников — выдающийся отечественный лесовед и эколог: Матер. конф. Екатеринбург. С. 89—90.

Современное состояние природной флоры Самарской Луки // Самарская Лука на пороге третьего тысячелетия (матер. к докл. «Состояние природного и культурного наследия Самарской Луки»). Тольятти: ИЭБВ РАН, ОСНП «Парквей», 1999. С. 62—73.

Тимьян жигулевский — резерват олеаноловой кислоты // Современные тенденции развития фармации: Тез. докл. науч.-практ. конф., посвященной 80-летию фармацевтической службы Самарской области, Самарского гос. медицинского ун-та и Самарского аптечного склада. Самара. С. 113—117.

Флора Заволжья // Экологические проблемы и пути их решения в зоне Среднего Поволжья: Матер. Всерос. науч. конф. Саранск. С. 42—44.

2000. К вопросу изучения и охраны редких, исчезающих растений флоры Общего Сырта // Флористические и геоботанические исследования в Европейской России. Саратов: Изд-во Саратовского пед. ин-та. С. 37—39.

Материалы к инвентаризации флоры национального парка «Самарская Лука» // Флористические и геоботанические исследования в Европейской России: Матер. Всесоюзн. науч. конф., посвященной 100-летию со дня рожд. проф. А. Д. Фурсаева. Саратовск: Изд-во Саратовского пед. ин-та. С. 27—30. (Совместно с Е. И. Малиновской).

Новые и редкие виды во флоре Западного Оренбуржья // Степи северной Евразии: стратегия сохранения природного разнообразия и степного природопользования в XXI веке: Матер. Междунар. симпоз. Оренбург. С. 309—311.

Новые и редкие виды растений во флоре Сыртового Заволжья (Самарская область) // Бот. журн. Т. 85, № 8. С. 119—122.

Степные элементы во флоре Общего Сырта // Вопросы степеведения. Междунар. симпоз. «Степи северной Евразии: стратегия сохранения природного разнообразия и степного природопользования». Оренбург. С. 125—132. (Совместно с О. А. Легоньких).

Флора национального парка «Самарская Лука». Самара, 2000. 184 с. (Совместно с Е. И. Малиновской).

2001. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара: Самарский ун-т. 388 с.

О европейском и азиатском элементах в составе флоры Среднего Поволжья и Заволжья // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Чтения памяти Л. М. Черепнина: Матер. III Российской конф. Красноярск. С. 98—99.

Папоротниковидные (*Polypodiopsida*) в Красной книге Самарской области // Самарская Лука. Бюл. Т. 11. С. 201—216. (Совместно с С. В. Саксоновым, Е. Г. Бирюковой, В. И. Матвеевым и др.).

Таксономический анализ флоры Общего Сырта // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Матер. Междунар. конф. Оренбург: ИПК «Газпромпечать». С. 120—122. (Совместно с О. А. Легоньких).

2002. Новые данные по флоре участка «Таловская степь» государственного заповедника «Оренбургский» // Влияние экспозиции и литологии на структуру и динамику пастбищно-степных ландшафтов: Научн. докл. и матер. школы-семинара молодых ученых-степеведов, проведенной в рамках ФЦП «Интеграция». Оренбург. С. 88—91. (Совместно с И. В. Шароновой и О. А. Легоньких).

Плауновидные (*Lycopodiophyta*) и хвощевидные (*Equisetophyta*) в Красной книге Самарской области // Там же. С. 96—101. (Совместно с С. В. Саксоновым, В. И. Матвеевым, Е. Г. Бирюковой и Н. И. Симоновой).

Тимьян жигулевский (*Thymus zheguliensis* Klok. et Shost) — резерват олеаноловой кислоты // Самарская Лука: Бюл. Т. 12. С. 58—64.

Урочище Грызлы как уникальный степной памятник природы // Вопросы степеведения. Влияние экспозиции и литологии на структуру и динамику пастбищно-степных ландшафтов: Научн. докл. и матер. школы-семинара молодых ученых-степеведов, проведенные в рамках ФЦП «Интеграция». Оренбург. С. 64—67. (Совместно с О. А. Легоньких и И. В. Шароновой).

2003. Биоразнообразие и динамика природной флоры Волго-Уральского региона за последние 100 лет // Исследования в области биологии и методики ее преподавания: Межвуз. сб. науч. тр. Самара: Изд-во СГПУ. Вып. 3(1). С. 79—82.

Биологические особенности природной популяции астрагала Цингера (*Astragalus zingeri* Korsh.) в классическом местопроизрастании // Экологические проблемы заповедных территорий России. Тольятти: ИЭВБ РАН. С. 152—164. (Совместно с Е. Орешко).

Динамика флоры Волго-Уральского региона за последние сто лет // Ботанические исследования в азиатской России: Матер. XI съезда Русск. бот. о-ва. Барнаул: Изд-во «АзБука». Т. 1. С. 387—388.

К познанию критических видов растений Среднего Поволжья и Заволжья // Охрана растительного и животного мира Поволжья и сопредельных территорий: Матер. Всерос. науч. конф. Пенза. С. 31—35.

К познанию флоры Южного Урала // Эколого-биологические проблемы бассейна Каспийского моря: Матер. VI Междунар. науч. конф. Астрахань: Изд-во Астраханского гос. ун-та. С. 163—165. (Совместно с Н. О. Кин и А. А. Чибилевым).

Ландшафтно-геоботанические особенности формирования геосистем малых водохранилищ (на примере Поляковского водохранилища) // Поволжский экологический журнал. № 22. С. 109—118. (Совместно с А. Г. Дамриным, В. В. Соловьевой, А. А. Чибилевым и В. П. Петрищевым).

Лютиковые (*Ranunculares*, *Ranunculaceae*) и Крапивовые (*Urticales*, *Urticaceae*) в Красной книге Самарской области // Самарская Лука. Бюл. № 13. С. 194—208. (Совместно с С. В. Саксоновым, О. А. Задульской, Н. В. Коневой и др.).

Некоторые особенности флоры участка «Таловская степь» государственного заповедника «Оренбургский» // Охрана растительного и животного мира Поволжья и сопредельных территорий: Матер. Всерос. науч. конф. Пенза. С. 140—142. (Совместно с И. В. Шароновой).

О некоторых новых видах растений участка «Таловская степь» государственного заповедника «Оренбургский» // Там же. С. 157—166. (Совместно с И. В. Шароновой).

О некоторых новых видах флоры заповедника «Оренбургский» участка «Таловская степь» // Заповедное дело России: принципы, проблемы, приоритеты: Матер. Междунар. науч. конф. Бахилова Поляна. Т. 2. С. 296—298. (Совместно с О. А. Легоньких и И. В. Шароновой).

Особенности флоры меловых обнажений Общего Сырта // Степи Северной Евразии. Эталонные степные ландшафты: проблемы охраны, экологической реставрации и использования: Матер. III Междунар. симпоз. Оренбург: ИПК «Газпромпечать» ООО «Оренбурггазпромсервис». С. 402—403. (Совместно с О. А. Легоньких).

Растения, рекомендованные для включения в Красную книгу Самарской области как объекты мониторинга // Региональный экологический мониторинг в целях управления биологическими ресурсами. Тольятти: ИЭВБ РАН. С. 124—148. (Совместно с С. В. Саксоновым, В. И. Матвеевым и др.).

Флора истоков малых рек бассейна р. Волги // Экологические проблемы бассейнов крупных рек-3: Тез. докл. Междунар. молодежн. конф. Тольятти. С. 220.

Флористические особенности Чесноковских белых гор (Оренбургская область) // Там же. С. 165—167. (Совместно с А. А. Чибилевым).

2004. Анализ флоры: Учебное пособие. Самара: Самарский ун-т. 152 с.

Льновые (*Geraniales*, *Linaceae*) в Красной книге Самарской области // Экологические проблемы Тольятти в контексте экологической безопасности: Матер. IV гор. науч.-практ. конф. Тольятти. ИЭВБ РАН. 2004. С. 84—87. (Совместно с Н. В. Коневой, А. В. Лобановой, С. В. Саксоновым и др.).

Мятликовые (*Poales*, *Poaceae*) в Красной книге Самарской области // Самарская Лука: Бюл. Т. 14. С. 77—101. (Совместно с С. В. Саксоновым, Н. С. Ильиной, Н. В. Коневой и др.).

Мотыльковоцветные (*Fabales*, *Fabaceae*) в Красной книге Самарской области // Там же. С. 102—130. (Совместно с С. В. Саксоновым, Н. С. Ильиной, Т. И. Плаксиной и др.).

Новые местонахождения редких видов степной зоны // Заповедное дело: проблемы охраны и экологической реставрации степных экосистем: Матер. Междунар. конф. Оренбург. С. 148—150. (Совместно с И. В. Шароновой).

Осоковоцветные (*Cyperales*, *Cyperaceae*) и лилиецветные (*Liliales* s. l.) в Красной книге Самарской области // Изв. Самарского НЦ РАН. Спец. вып. «Природное наследие России. Ч. 2». С. 221—245. (Совместно с С. В. Саксоновым, В. И. Матвеевым и др.).

Спаржецветные (*Asparagales*, *Convallariaceae*) в Красной книге Самарской области // Природное наследие России: изучение, мониторинг, охрана: Матер. Междунар. конф. Тольятти: ИЭВБ РАН. С. 281—282. (Совместно с А. А. Устиновой, Н. В. Коневой и С. В. Саксоновым).

Тимелиецветные (*Thymelaeales*, *Thymelaeaceae*) в Красной книге Самарской области // Там же. С. 279—281. (Совместно с А. А. Устиновой, Н. В. Коневой и С. В. Саксоновым).

Флористическое разнообразие горы Крутая (Оренбургская область) // Самарская Лука: Бюл. Т. 15. С. 217—219. (Совместно с И. В. Шароновой).

Флористические исследования на северо-западе Оренбургской области // Там же. С. 219—222. (Совместно с И. В. Шароновой).

Фиалковые (*Violales*, *Violaceae*, *Cistaceae*) в Красной книге Самарской области // Там же. С. 252—259. (Совместно с С. В. Саксоновым, Н. В. Коневой и А. И. Ивановой).

Шаровницевые (*Scrophulariales*, *Globulariaceae*) в Красной книге Самарской области // Природное наследие России: изучение, мониторинг, охрана: Матер. Междунар. конф. Тольятти: ИЭВБ РАН. С. 98—99. (Совместно с О. А. Задульской, С. В. Саксоновым и А. В. Лобановой).

Ятрышниковые (*OrchidaleskOrchidaceae*) в Красной книге Самарской области // Там же. С. 225—252. (Совместно с С. В. Саксоновым, О. А. Задульской, А. А. Устиновой и др.).

2005. Колокольчиковые (*Campanuales*, *Campanulaceae*) в Красной книге Самарской области // Самарская Лука: Бюл. № 16. С. 149—153. (Совместно с С. В. Саксоновым, Н. С. Ильиной и А. А. Устиновой).

О двух новых видах для флоры Заволжья // Бот. журн. Т. 90. № 2. С. 275—277. (Совместно с Л. В. Гусевой, С. В. Саксоновым и В. В. Соловьевой).

Сельдерейные (*Asterales*, *Apiaceae*) в Красной книге Самарской области // Самарская Лука: Бюл. № 16. С. 137—148. (Совместно с С. В. Саксоновым, В. Б. Голуб и Н. С. Ильиной).

2006. Азиатские элементы во флоре Волго-Уральского региона // Степи Северной Евразии: Матер. IV Междунар. симпозиума Оренбург: ИПК «Газпромпечать» ООО «Оренбурггазпромсервис». С. 565—567.

Анализ флоры Кинельских яров в верхнем течении р. Большой Кинель // Бюл. бот. сада Саратовского гос. ун-та. Вып. 5: Матер. Всерос. науч. конф. «Ботанические исследования в Поволжье и на Урале», посвященной 50-летию Ботанического сада СГУ им. Н. Г. Чернышевского. Саратов: Научная книга. С. 37—41. (Совместно с О. В. Рыжковой).

Биоразнообразие сфагновых болот Самарской области // Проблемы устойчивого функционирования водных и наземных экосистем: Матер. Междунар. науч. конф. Ростов-на-Дону: Азовский НИИ рыбного хозяйства. С. 162—164. (Совместно с О. В. Калашниковой).

Каменистые степи — природные рефугиумы уникальной флоры Заволжья // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сб. матер. II Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола: Стринг. С. 153—154. (Совместно с И. В. Шароновой, О. В. Рыжковой и Т. А. Кудашкиной).

К познанию флоры сфагновых болот Самарской области // Флористические исследования в Средней России: Матер. VI науч. совещ. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 116—117. (Совместно с О. В. Калашниковой).

Степные и полупустынные элементы во флоре Сырта // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сб. матер. II Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола: Изд-во Марийского гос. ун-та. С. 132—133. (Совместно с И. В. Шароновой).

Современное состояние растительного покрова Кинельских яров // Исследования в области естественных наук и образования: Сб. науч. тр. Самара: Изд-во СГПУ. Вып. 5. С. 34—49. (Совместно с В. Н. Ильиной, И. В. Шароновой и О. В. Рыжковой).

Таксономический анализ флоры Самаро-Кинельского междуречья // Там же. С. 784—787. (Совместно с И. В. Шароновой).

Флора каменистых степей Кинельских яров в верхнем течении р. Большой Кинель // Степи Северной Евразии: Матер. IV Междунар. симпозиума. Оренбург: ИПК «Газпромпечать» ООО «Оренбурггазпромсервис». С. 613—615. (Совместно с О. В. Рыжковой).

Флористические особенности торфяных болот Самарской области // Молодые исследования — ботанической науке 2006: Матер. Междунар. науч.-практ. конф. Гомель: Изд-во Гомельского гос. ун-та. С. 118—122. (Совместно с О. В. Калашниковой).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Матвеев Н. И., Виноградов А. В., Сачков С. А. Тамара Ивановна Плаксина — видный флорист Среднего Поволжья (к 60-летию со дня рождения) // Вестн. Самарского гос. ун-та. 1997. № 2(4). С. 185—196.

УДК 92(47 + 57) : 582 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 12

О. А. Гаврилова, А. Е. Пожидаев, О. Ю. Свенторжецкая

ПАМЯТИ ДМИТРИЯ БОРИСОВИЧА АРХАНГЕЛЬСКОГО (1937—2005)

O. A. GAVRILOVA, A. E. POZHIDAEV, O. Yu. SVENTORZHETSKAYA. IN THE MEMORY OF DMITRY BORISOVICH ARKHANGELSKY (1937—2005)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Тел.: (812) 346-44-43
E-mail: olgabin@rambler.ru
Поступила 17.04.2007

22 января 2007 г. исполнилось бы 70 лет Дмитрию Борисовичу Архангельскому, видному ученому палинологу, кандидату биологических наук, заведующему Лабораторией палинологии Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук (БИН РАН). Д. Б. скончался 22 февраля 2005 г. на 69-м году жизни.

Д. Б. родился в Ленинграде в семье геологов. В 1954 г. поступил на биолого-почвенный факультет ЛГУ, который окончил в 1959 г. по специальности биолог-ботаник. По окончании университета до поступления на работу в БИН РАН Д. Б. работал старшим коллектором во Всесоюзном нефтяном научно-исследовательском геолого-разведочном институте (ВНИГРИ) и инженером-геоботаником в институте «Гипроторфразведка».

Более 40 лет Д. Б. работал в БИН РАН, пройдя путь от лаборанта до заведующего лабораторией института. С ноября 1961 по 1964 г. обучался в очной аспирантуре БИН РАН. Именно в это время в «Ботаническом журнале» выходят его первые статьи. С 1965 г. по ноябрь 1970 г. Д. Б. работал в должности младшего научного сотрудника в Лаборатории палеоботаники. С самого начала его научные интересы были связаны с изучением морфологии пыльцы цветковых растений. В 1967 г. он успешно защитил кандидатскую диссертацию на тему «Палинологические данные к систематике и филогении семейств *Thymelaeaceae* и *Gonystylaceae*». Принимая участие в выполнении плановой темы Лаборатории палеоботаники «Ископаемая споро-пыльцевая флора Мангюса (Армянская ССР)», Д. Б. занимался сбором и обработкой как образцов пород, так и палинологического материала по современным растениям района исследования. Научно-исследовательскую работу Д. Б. совмещал с обязанностями куратора кинофотолаборатории института и именно в этот



период он начал составлять иконотеку, коллекцию изображений спор и пыльцы, которая стала одним из основных дел его жизни. В 1961—1967 гг. Д. Б. был секретарем Палинологической комиссии Всесоюзного ботанического общества. Последующие 16 лет (с 1970 по 1986 г.) Д. Б. работал в отделе Ботанический музей.

Значительное время Д. Б. уделял музейной работе, участвовал в подготовке новых экспозиций по теме «Эволюция растительного мира», в экспозиции «Человек и растение» разрабатывал темы «Лекарственные растения» и «Человек в пустыне», проводил экскурсии в залах музея.

Помимо участия в обязательной для сотрудников музейной работе Д. Б. собирал палеоботанические и палинологические материалы, активно работая в составе экспедиций отделов Ботанический музей и Гербарий в Среднюю Азию и на Кавказ, в Казахскую ССР (Алсу-Джабаглинский заповедник), на оз. Байкал (Баргузинский заповедник), на Дальний Восток и в Заполярье. Д. Б. выступал с докладами на съездах и заседаниях ВБО, палинологических конференциях и научных семинарах. С февраля по апрель 1971 г. по запросу ректората ДВГУ Д. Б. читал курс лекций и вел практические занятия по специальности «палинология» в ДВГУ (Владивосток), руководил научной темой ассистента каф. ботаники ДВГУ «Морфология пыльцы деревьев и кустарников юга Приморья» и дипломными работами студентов. Д. Б. давал научные консультации по вопросам палинологии заинтересованным лицам из различных научных учреждений бывшего СССР, проводил обмен литературными публикациями с зарубежными палинологами. В 1973 г. в связи с интенсивным освоением природы Восточной Сибири Д. Б. было поручено изучение морфологии пыльцы растений Северо-Восточного Прибайкалья.

В ноябре 1986 г. Д. Б. был переаттестован на должность старшего научного сотрудника, переведен в штат группы палинологии отдела Гербарий (позже самостоятельного подразделения — Лаборатории палинологии), где в течение 12 лет исполнял обязанности заведующего. За это время в лаборатории были успешно защищены 3 докторские и под руководством Д. Б. 4 кандидатские диссертации. В мае 1999 г. Д. Б. тайным голосованием единогласно был выбран коллективом Лаборатории палинологии на должность заведующего лабораторией. В том же году за многолетнюю плодотворную работу в Российской академии наук и в связи с 275-летием Академии он был награжден почетной грамотой.

Первая научная статья Д. Б. появилась в «Ботаническом журнале» еще в 1961 г., в начале обучения Д. Б. в аспирантуре БИН, а всего им опубликовано около 60 научных работ.

Основная научная деятельность Д. Б. была сосредоточена на создании и пополнении уникальной музейной коллекции № 553-8-07 «Иконотека спор и пыльцевых зерен высших растений». В настоящее время она хранится в Лаборатории палинологии БИН РАН.

Иконотека состоит из 3 разделов: «Пыльцевые зерна современных цветковых растений», «Пыльцевые зерна современных голосемянных растений» и «Споры

современных папоротникообразных» и содержит около 300 томов, причем только по одним цветковым растениям насчитывается 256 томов. Коллекция содержит сведения о спорах и пыльце 29 000 видов и около 7500 родов, т. е. практически одной десятой видового и более половины родового состава флоры земного шара. Она включает в себя микрофотографии пыльцы и спор, полученные с помощью светового, сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов. Помимо данных из печатных источников в иконотеку включались результаты исследований пыльцевых зерен различных таксонов, проведенных по разным научно-исследовательским темам, а также результаты курсовых и дипломных работ студентов и палинологических исследований стажеров и аспирантов, выполняемых под руководством Д. Б. Все данные, полученные из опубликованных источников, сопровождены библиографическими ссылками.

По материалам иконотеки опубликовано 10 работ. Иконотека постоянно используется в работе сотрудниками лаборатории и приезжающими палинологами, а также систематиками, сотрудниками гербария и учеными, чья работа связана с изучением спор и пыльцы, от геологов и мелиссопалинологов до криминалистов. Д. Б. обладал феноменальной осведомленностью по морфологии пыльцы и спор современных высших растений. Вы могли спросить его о пыльце любого семейства и получить краткую и содержательную характеристику морфологии пыльцы его представителей.

Практически неизвестными и неоцененными остались теоретические работы Д. Б. по морфологии пыльцы (Архангельский, 1982, 1996, 1997, 2002). К сожалению, основные результаты по изучению принципов упорядоченности морфологических признаков пыльцы современных цветковых так и остались неопубликованными и сохранились в виде немногочисленных рабочих материалов. В законченном виде он не успел сформулировать принципы, которые для него, как для человека с поистине линнеевской наблюдательностью, были уже ясны. Д. Б. полагал, что анализ современного многообразия пыльцы, проведенный с помощью собранной им иконотеки, позволяет ему говорить о существовании периодической упорядоченности порядков цветковых растений (по системе А. Л. Тахтаджяна, 1987). По аналогии с таблицей химических элементов Д. И. Менделеева, Дмитрий Борисович насчитывал в современном многообразии пыльцы 8 уровней специализации (соответствующих восьми периодам таблицы Менделеева) и 10 ступеней (соответствующих рядам), по которым распределены подклассы и порядки цветковых.

Занимаясь для окружающих рутинной научной и организационной деятельностью, Д. Б. был увлечен достижением целей совсем другого масштаба. Даже если ему и не удалось сделать для нас доступными результаты своих размышлений, Д. Б. безусловно принадлежал к числу тех немногих незаурядных людей, которым была ясна суть стоящих перед нашей наукой вопросов.

Дмитрий Борисович Архангельский был не только талантливым, эрудированным ученым и страстным коллекционером, но и добрым, душевным, деликатным человеком, способствующим процветанию в лаборатории духа творчества и научного поиска, всегда готовым сотрудничать со зрелыми учеными и прийти на помощь молодежи.

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ ТРУДОВ Д. Б. АРХАНГЕЛЬСКОГО

1961. Обзор работ английского микропалеонтолога Чарлза Дарвина // Бот. журн. Т. 46. № 7. С. 1048—1050.

1962. Некоторые палинологические данные о явлении интрогрессивной гибридизации // Бот. журн. Т. 42. № 7. С. 1025—1029.

1963. К систематике сибирских берез // Бот. журн. Т. 48. № 3. С. 427—428.
1966. Звездчатая скульптура экзины пыльцевых зерен // Значение пыльцевого анализа для стратиграфии и палеофлористики. М.: Наука. С. 22—26.
Пыльцевые зерна семейств *Thymelaeaceae* и *Gonystylaceae* // Бот. журн. Т. 51. № 4. С. 484—494.
О пыльце Волчеягодниковых — *Thymelaeaceae* Jussieu Советского Союза // Бот. журн. Т. 51. № 11. С. 1597—1601.
1967. Палинологические данные к систематике и филогении семейств *Thymelaeaceae* и *Gonystylaceae*: Автореф. дис. ... к. б. н. Л. 20 с.
Палинология видов *Daphne* L. Советского Союза // Бот. журн. Т. 52. № 12. С. 1785—1789.
1971. Палинотаксономия Thymelaeaceae s. l. // Морфология пыльцы. Л.: Наука. С. 104—234.
1972. Морфология пыльцевых зерен *Leontice* L., *Gymnospermium* Spach и близких родов семейства *Berberidaceae* // Бот. журн. Т. 57. № 8. С. 921—926. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).
1973. Палинотаксономия семейства *Berberidaceae* // Морфология пыльцы и спор современных растений. Л.: Наука. С. 18—21.
1975. Пыльцевые зерна // Атлас по описательной морфологии высших растений / Под ред. А. А. Федорова, З. Т. Артюшенко. Цветок. Л.: Наука. С. 62—66.
1979. Морфология пыльцы родов *Trinia*, *Rumia*, *Ledebouriella* и *Shaposhnikovia* (*Apiaceae*) // Бот. журн. Т. 64. № 2. С. 191—198. (Совместно с Н. М. Федорчуком).
1982. Морфологические типы пыльцевых зерен современных цветковых растений // Бот. журн. Т. 67. № 7. С. 890—897.
Палинологическая иконотека, ее цели и задачи // Бот. журн. Т. 67. № 5. С. 667—671.
1984. Виды рода *Trevesia* (*Araliaceae*) во флоре Вьетнама // Бот. журн. Т. 69. № 8. С. 1019—1029. (Совместно с И. В. Грушевицким, Н. Т. Скворцовой, Л. Д. Чистяковой).
1986. Морфология пыльцы рода *Dryas* L. (*Rosaceae*) и некоторые вопросы его систематики // Бот. журн. Т. 1. № 5. С. 605—609. (Совместно с Ю. П. Кожевниковым).
1988. Використання пилку видів в роду *Dianthus* L. для спирово-пилкового анализу // Укр. бот. журн. Т. 45. № 5. С. 72—74. (Совместно с Л. С. Романовой и Л. Г. Безусько).
1991. Палинологическое изучение видов рода *Crambe* (*Brassicaceae*) в связи с его систематикой // Бот. журн. Т. 76. № 11. С. 1582—1586. (Совместно с И. И. Халиловым).
1992. Еколого-фітоценотична дифференціація пилку родів *Oties* Adans. і *Dianthus* L. (*Caryophyllaceae*) // Укр. бот. журн. Т. 49. № 6. С. 43—46. (Совместно с Ю. П. Кожевниковым).
1996. Дифференциация пыльцы и филогения рода *Dryas* (*Rosaceae*) // Бот. журн. Т. 81. № 7. С. 10—22. (Совместно с Ю. П. Кожевниковым).
Порядки как элементы естественной системы современных цветковых растений. СПб.: Изд-во БИН РАН. 54 с.
1997. Номенклатурно-таксономический состав биосферы и естественная система ее компонентов // В. И. Вернадский и Н. Д. Кондратьев: великий синтез творческих наследий. СПб. С. 96—103.
2002. Уровни эволюции и ступени специализации в естественной системе современных цветковых растений // Методические аспекты палинологии: Матер. X Всерос. палинологической конф. М.: Изд-во ИГиРГИ. С. 7—8.
2004. Некоторые экологические аспекты дифференциации пыльцы родов *Oties* и *Dianthus* // Бюл. МОИП. Отд. Биол. Т. 109. С. 50—52. (Совместно с Л. С. Романовой и Л. Г. Безусько).

УДК 92(47 + 57) : 58 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 12

© И. И. Гуреева, А. С. Ревушкин

АНТОНИНА ВАСИЛЬЕВНА ПОЛОЖИЙ: К 90-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ (1917—2003)

I. I. GUREYEVA, A. S. REVUSHKIN. ANTONINA VASILIEVNA POLOZHIY: ON THE 90-YAERS ANNIVERSARY (1917—2003)

Томский государственный университет
634050 Томск, пр. Ленина, 36
E-mail: gureyeva@bio.tsu.ru
Поступила 28.02.2007

Антонина Васильевна Положий, выдающийся ботаник и организатор науки, родилась в г. Томске 12 мая (30 апреля ст. стиля) 1917 г. в семье служащих управления Томской железной дороги. В школу была принята сразу во 2-й класс, поэтому

окончила ее в 1930 г. в возрасте 13 лет (в то время были распространены школы с семилетним обучением). Поступить в высшее учебное заведение в таком возрасте она не могла, поэтому после окончания школы пошла на курсы по обучению черчению. Окончив курсы, А. В. устроилась на работу чертежницей в съемочное бюро Горкомхоза, потом ей удалось перейти в управление Томской железной дороги. С 1933 г. она стала готовиться к поступлению в техникум, однако при подготовке проявила большие способности, много занималась самостоятельно и с преподавателем, который настоял на том, чтобы она поступала в университет. В 1934 г. по достижении 17 лет А. В. подала документы на биологический факультет, успешно выдержала вступительные экзамены и стала студенткой Томского государственного университета (ТГУ). С тех пор вся ее жизнь и деятельность были связаны с этим учреждением.

Во время обучения в университете учителями А. В. были профессора Н. Н. Лавров, В. В. Ревердатто, Л. П. Сергиевская, С. В. Мясоедов. В 1939 г. она окончила университет с отличием по специальности «систематика низших растений», с присвоением квалификации «ботаник с правом преподавания в высшей и средней школе». После окончания университета А. В. поступила в аспирантуру к Н. Н. Лаврову. Специализировалась по систематике низших растений, занималась изучением грибов, паразитирующих на кедре сибирском, и одновременно работала старшим лаборантом в Лаборатории кафедры систематики низших растений.

В начале Великой Отечественной войны лабораторию закрыли, аспирантура была прекращена. В это время на нее обратил внимание профессор В. В. Ревердатто, заведовавший кафедрой систематики высших растений и ботанической географии, который сыграл очень большую роль в жизни А. В., она считала его своим учителем и неизменно вспоминала о нем с благодарностью. В 1942 г. В. В. Ревердатто включил ее в работу по выполнению важнейшей комплексной научной темы по поискам новых источников лекарственного растительного сырья в Сибири, она обрабатывала материалы, привезенные из экспедиций, изучала и описывала микроскопические признаки растений, необходимые для фармакогнозии. Кроме научной работы А. В. читала лекции в госпитале для раненых, которые собирались поступать в медицинский институт или университет. В 1943 г. по настоянию В. В. Ревердатто А. В. восстановилась в аспирантуре, но уже по кафедре систематики высших растений, он же рекомендовал ей тему диссертации по роду *Potentilla*. Через год после окончания войны, в мае 1946 г., кандидатская диссертация на тему «Флористический и фитогеографический анализ рода *Potentilla* Красноярского края» была успешно защищена.

В конце 1940-х годов начались первые работы по изучению флоры Красноярского края, и А. В. была включена в коллектив, работавший над этой темой под руководством В. В. Ревердатто и Л. П. Сергиевской. В конце 1950-х годов на основании собранных материалов началась планомерная работа по написанию большого труда — «Флоры Красноярского края». Начало этому изданию положил «Конспект флоры Приенисейской Сибири», написанный В. В. Ревердатто и Л. П. Сергиевской еще в 1937 г. А. В. включилась в работу по созданию «Флоры» написанием выпуска 6: «Бобовые — *Papilionaceae*» (1960). После смерти В. В. Ревердатто в 1969 г. и Л. П. Сергиевской в 1970 г. А. В. стала уже не только основным автором, но и редактором этого труда, последний выпуск которого был опубликован в 1983 г. (вып. 1).

Особенно активно А. В. занималась изучением флоры Приенисейской Сибири, в частности исследованием одного из самых крупных на этой территории семейства бобовых с середины 1950-х и в 1960-е годы. В эти годы она совершила

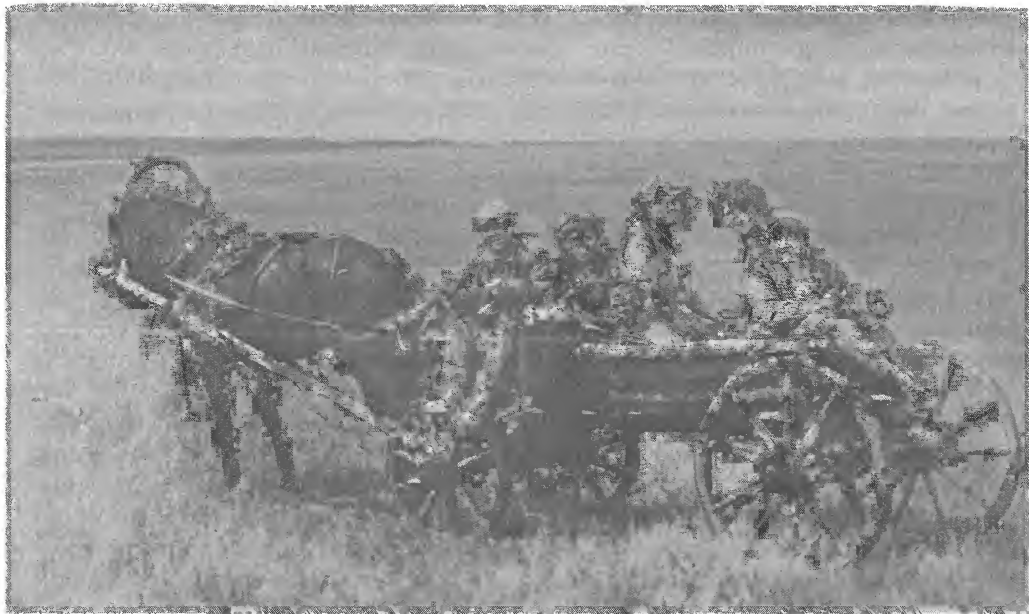


А. В. Положий.

более 10 экспедиций в разные районы Приенисейской Сибири, в том числе и в такие труднодоступные, как междуречье Подкаменной и Нижней Тунгуски, Приангарье, Заангарье. Гербарные сборы, сделанные А. В. в тот период, существенно пополнили коллекции Гербария им. П. Н. Крылова. На основе собранных материалов и наблюдений ею были осмыслены такие важные теоретические проблемы, как проблема вида и видообразования, проблемы флорогенеза на юге Приенисейской Сибири. В этот период ею написаны важные в теоретическом отношении работы по истории формирования флор отдельных территорий Средней Сибири, о значении и методах изучения истории флоры, о внутривидовых систематических формах, об объеме и структуре вида у растений. Результаты большой исследовательской работы обобщены в диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук — «Бобовые Средней Сибири», защищенной в 1966 г. Интерес к этому региону Сибири А. В. сохранила до конца жизни, постоянно возвращаясь к обсуждению разных вопросов изучения флоры и флорогенеза этой территории в своих работах. С 1994 г. коллектив Гербария им. П. Н. Крылова под ее руководством выполнял ряд проектов по грантам Министерства образования и Российского фонда фундаментальных исследований, связанных с изучением флоры этого региона, в частности «Флора островных приенисейских степей» (1998—2000 гг.), «Флора Хакасии» (2002—2004 гг.).

1960-е годы были для А. В. не только плодотворными в научном отношении, но и чрезвычайно насыщенными педагогической и организаторской работой в ТГУ. В 1964 г. она была назначена заведующей кафедры ботаники, которая к тому времени включала бывшие ранее самостоятельными кафедры высших растений, низших растений и геоботаники, а в 1974 г. к ней присоединили еще закрытую решением Министерства образования кафедру физиологии и биохимии растений. А. В. считала закрытие кафедры физиологии растений неудачным и временным и принимала меры к ее сохранению. В 1991 г. не без участия А. В. эта кафедра была восстановлена на биолого-почвенном факультете ТГУ. Кроме того, в 1965—1969 гг. А. В. занимала должность декана биолого-почвенного факультета ТГУ, в 1969 г. к обязанностям заведующего кафедрой и декана прибавились обязанности заведующего Лабораторией флоры и растительных ресурсов созданного при ТГУ Научно-исследовательского института биологии и биофизики, а в 1970 г., после смерти Л. П. Сергиевской, она стала заведующей Гербарием им. П. Н. Крылова.

В 1987 г. А. В. оставила заведование кафедрой ботаники и вплотную занялась делами Гербария им. П. Н. Крылова и дальнейшей работой по изучению флоры Сибири. В 1980-е годы началась работа по созданию нового фундаментального труда по флоре Сибири. Основную работу по созданию «Флоры» взяли на себя два ботанических учреждения — Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР (теперь ЦСБС СО РАН) и Гербарий Томского университета. Под руководством и



А. В. Положий (в центре) в экспедиции.
Хакасия, берег оз. Шира, 1971 г.

при непосредственном участии А. В. было написано 3 тома «Флоры Сибири» — «*Rosaceae*» (т. 8, 1988), «*Fabaceae* (*Leguminosae*)» (т. 9, 1994), «*Solanaceae—Lobeliaceae*» (т. 12, 1996), она принимала участие и в написании последнего, 14-го тома «Флоры» — «Дополнения и исправления», который вышел в свет накануне ее кончины (2003 г.).

А. В. Положий занималась не только фундаментальными проблемами изучения флоры Сибири, большое внимание она уделяла практическим вопросам, связанным с охраной и рациональным использованием растений. В 1950-е годы она занималась изучением таксономического разнообразия и биологии сорных растений в южных и северных районах Томской обл., изысканием способов борьбы с засоренностью посевов. Эти исследования проводились в контакте с сельскохозяйственными организациями г. Томска, в этот период А. В. сотрудничала с хозяйствами области, регулярно выезжая в колхозы и совхозы для проведения наблюдений и оказания помощи по внедрению агротехнических приемов по борьбе с сорняками. Развитие нового для томской ботанической школы направления исследований — ботанического ресурсоведения — также связано с именем А. В. Положий. А. В. никогда не теряла интереса к исследованиям лекарственных растений, которые она начала проводить во время Великой Отечественной войны вместе со своим учителем В. В. Ревердатто, однако как научное направление ресурсоведение стало развиваться именно в период деятельности А. В. Развитию этого направления немало способствовали открытие в 1968 г. Научно-исследовательского института биологии и биофизики при ТГУ и образование в его составе Лаборатории флоры и растительных ресурсов, первым заведующим которой стал В. В. Ревердатто, но с 1969 г. заведовать лабораторией на общественных началах стала А. В. Положий. В период 1970—1980 гг. она курировала работу по разделу «Ресурсы растительного лекарственного сырья в Сибири» государственной программы «Здоровье человека в Сиби-

ри», в этот период организовывались экспедиции по изучению растительных ресурсов разных территорий Сибири — Алтая, Тувы, Хакасии, Забайкалья, которые позволили не только оценить ресурсы хозяйственно-ценных растений, но и значительно пополнить коллекции Гербария им. П. Н. Крылова. К этому же периоду относится работа над созданием «Атласа ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР» (1976, 1983), в которой принимали участие и томские ботаники под руководством А. В. Положий. Кроме того, в это время выходит ряд работ по лекарственным растениям, которые были написаны под руководством и при непосредственном ее участии. А. В. много внимания уделяла вопросам охраны растений. Эти вопросы освещались как в ее работах, так и в работах ее учеников. Она участвовала в написании «Красных книг» РСФСР (1988) и Томской области (2002), монографий «Редкие и исчезающие растения Сибири» (1980) и «Редкие и исчезающие виды растений и животных Томской области» (1984).

Сохраняя незыблемым основное направление исследований, сложившееся еще со времен создателя томской ботанической школы П. Н. Крылова, — исследование растительного покрова Сибири, — А. В. всегда приветствовала новые направления исследований, в частности под ее руководством выполнен ряд кандидатских и докторских диссертаций, в которых большое внимание уделялось изучению биоморфологии и биологии отдельных групп растений. С появлением компьютерной техники появилась возможность создания баз данных по коллекциям Гербария, и эта работа была инициирована А. В. Положий.

С самого начала своей деятельности в Томском университете и до конца жизни А. В. читала авторские лекционные курсы по систематике низших и высших растений, филогении цветковых растений, анатомии и морфологии растений, ботаническому ресурсоведению. Она обладала потрясающим умением так излагать факты, даже скучные, что они вызывали живой интерес. Через аспирантуру, докторантуру и в качестве соискателей ею подготовлено 8 докторов и 23 кандидата биологических наук. В 1997 г. руководимая ею научная школа по исследованию растительного покрова Сибири получила статус ведущей научной школы России.

Кроме научной и педагогической деятельности, А. В. выполняла многочисленные обязанности, требующие большого труда и временных затрат: с 1978 по 2000 г. она была председателем диссертационного совета по защите кандидатских диссертаций по ботанике в ТГУ, много лет была членом диссертационного совета по присуждению степени доктора наук по ботанике в ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск), членом экспертной комиссии ВАК по ботанике (1980—1984), членом секции ботаники при головном Совете по биологии Министерства высшего образования (1987—1990), долгие годы (1968—1998) возглавляла Томское отделение Русского (Всесоюзного) ботанического общества (с 1993 г. — почетный член РБО), была действительным членом Российской академии естественных наук (РАЕН).

А. В. Положий оставила значительное научное наследие, опубликовала около 150 научных работ, в том числе 28 монографий, 3 учебника и 6 учебных пособий, ею описано 15 новых для науки видов. В течение многих лет А. В. была редактором и основным автором «Систематических заметок по материалам Гербария им. П. Н. Крылова».

Многолетняя и плодотворная научная и педагогическая деятельность А. В. Положий в Томском государственном университете получила высокую оценку и признание. В 1981 г. ей было присвоено звание «Заслуженный деятель науки Российской Федерации», она награждена орденами «Знак Почета» (1976 г.) и «Орден Почета» (1999 г.), медалями «За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941—1945 гг.» (1946 г.), «За доблестный труд» (1970 г.), «50 лет Победы в Ве-

ликой Отечественной войне 1941—1945 гг.» (1995 г.), «За заслуги перед Томским университетом» (1998 г.).

Для своих учеников Антонина Васильевна была и останется примером настоящей интеллигентности, порядочности, доброты, поразительной работоспособности и научного энтузиазма, общение с ней оставило след в душах всех, кто ее знал.

Виды растений, описанные А. В. Положий

Aconitum jenisseense Polozhij
Astragalus palibinii Polozhij
A. schumilovae Polozhij
Oxytropis borissoviae Polozhij
O. chakassiensis Polozhij
O. stenofoliola Polozhij
Potentilla elegantissima Polozhij
P. jenissejensis Polozhij et W. Smirn.
P. martjanovii Polozhij
P. sajanensis Polozhij
Pulsatilla reverdattoi Polozhij et Maltzeva
Ranunculus akkemensis Polozhij et Revjakina
Rhodiola krylovii Polozhij et Revjakina
Torularia sergievskiana Polozhij
Veronica sergievskiana Polozhij

Виды растений, названные в честь А. В. Положий

Astragalus polozhiae Timoch.
Poa polozhiae Revjakina
Taraxacum polozhiae Kurbatski
Veronica polozhiae Revusch.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гуреева И. И. Памяти Антонины Васильевны Положий (1917—2003) // Систематические заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова при Томском гос. ун-те. Томск, 2004. С. 1—3.

Положий А. В. Гербарий им. П. Н. Крылова в Томском университете (К 100-летию со времени основания). Томск, 1986. 87 с.

Положий А. В. Воспоминания // Записано Г. И. Кан со слов А. В. Положий. Центр документации новейшей истории Томской области. Документ Ф. 5666, Д. 141, Л. 1—28.

Положий А. В. // Профессора Томского университета. Биографический словарь / Под ред. С. Ф. Фоминых. Т. 3. Томск, 2001. С. 312—316.

УДК 92(47 + 57) : 581.9 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 12

© Г. В. Денисов, А. А. Егорова

К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ВЛАДИМИРА НИКОЛАЕВИЧА АНДРЕЕВА (1907—1987)

G. V. DENISOV, A. A. EGOROVA. ON THE CENTENARY OF VLADIMIR NIKOLAYEVICH ANDREYEV (1907—1987)

Якутское отделение Русского ботанического общества
Якутск, пр. Ленина, 41
Тел. (4112) 336267
Факс (4112) 335812
E-mail: e.i.ivanova@ibpc.ysn.ru
Поступила 28.05.2007

7 мая 2007 г. исполнилось 100 лет со дня рождения известного исследователя растительного покрова Севера, заслуженного деятеля науки РСФСР и Якутской АССР, лауреата Государственной премии СССР, доктора биологических наук, профессора Владимира Николаевича Андреева.

С Севером В. Н. Андреев познакомился еще будучи студентом Ленинградского государственного университета, когда в 1928 г. он был направлен Комитетом содействия малым народностям в Архангельской обл. для изучения оленьих пастбищ Канинской тундры. Здесь впервые молодой исследователь встретился с растительным миром Севера. С тех пор тундра и основа самого существования в ней человека — северный олень — на всю жизнь стали главными и неизменными объектами исследования ученого.

По окончании университета в 1929 г. В. Н. направляют в аспирантуру при АН СССР, которую он заканчивает в 1933 г. Результаты геоботанических исследований аспиранта и научного сотрудника Института оленеводства (впоследствии Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крайнего Севера) легли в основу его первых крупных работ «Растительность тундры северного Канина» (1931), «Типы тундр запада Большой Земли» (1932), которые дали первое систематизированное представление о растительном мире восточноевропейской тундры. В 1935 г. за совокупность трудов ему присвоена ученая степень кандидата биологических наук.



В последующие годы В. Н. ведет интенсивный поиск новых высокопроизводительных методов геоботанических исследований, особенно по применению авиации. Для достижения этих целей в 1935 г. В. Н. окончил школу штурманов-летнабов ГВФ, что позволило ему приступить к разработке нового метода. Научное обоснование нового метода и обобщение первых результатов освещены в основополагающей монографии «Обследование тундровых оленьих пастбищ с помощью самоле-

та» (1938) и практическом пособии «Разработка приемов воздушно-глазомерного обследования пастбищных и охотничьих промысловых угодий Крайнего Севера СССР» (1940), которые до сих пор являются методической основой подобного рода исследований, особенно при проведении землеустройства оленьих пастбищ. Используя новый метод авиагеоботанического обследования пастбищ В. Н. совместно с М. И. Аврамчиком составил первую карту оленьих пастбищ Обско-Тазовского п-ова, низовий рек Таза и Пура, а затем первую обзорную геоботаническую карту европейской части тундровой зоны СССР (Карта растительности европейской части СССР, М. 1 : 2 500 000, 1948).

В 1955 г. В. Н. защитил докторскую диссертацию «Растительный покров восточноевропейской тундры и мероприятия по его использованию и преобразованию», а в 1957 г. получил звание профессора.

22 года жизни профессора В. Н. связаны с Якутией, где он до последних дней возглавлял Лабораторию геоботаники и споровых растений Института биологии ЯФ СО АН СССР. При изучении растительного покрова севера республики В. Н. успешно применял авиаметоды. Сочетая авиационные методы с наземными, возглавляемая им лаборатория в сравнительно короткий период обследовала всю тундровую зону и притундровые районы севера республики. Полученные материалы легли в основу ряда последних публикаций В. Н. и коллектива лаборатории.

Под его руководством и непосредственном участии были проведены широкомасштабные исследования по изучению биологических ресурсов растительного и животного мира низовий р. Лены, материалы которого послужили научной основой в создании первого в Якутии Государственного заповедника «Усть-Ленский». Он был и редактором монографии, обобщивший данные по биологическим ресурсам этого региона (1985). Также В. Н. был инициатором углубленного стационарного изучения якутских тундр, организатором мониторинга. В 1970 г. в низовьях р. Колымы был создан геоботанический стационар «Нижнеколымский», где велись многоплановые исследования сезонной и погодовой динамики продуктивности основных видов тундровых растений. В. Н. вместе с сотрудниками лаборатории разработал метод моделей для определения продуктивности растений, который получил широкое применение при проведении биогеоценологических исследований в тундре и лесотундре. Здесь работали почвоведы, альгологи, энтомологи, зоологи и биохимики не только Института биологии ЯФ СО АН СССР, но и сотрудники центральных институтов и научных учреждений Севера.

В последние годы внимание В. Н. привлекли вопросы охраны окружающей среды, антропогенные воздействия на растительность оленьих пастбищ. В его работах содержится классификация антропогенных воздействий, освещены формы их проявления и масштабы, содержатся рекомендации по предотвращению отрицательных последствий деятельности человека на тундру. Им в науку введен термин *делихенизация* (1975), что означает сокращение лишайников под влиянием нерационального выпаса оленей, пожаров, воздействия гусеничного или иного транспорта. Ряд работ В. Н. посвящен теоретическим вопросам типологии и динамики тундровой растительности. Он являлся сторонником взглядов о современной экспансии лесов на Севере и развивал концепцию современной бореализации тундр.

В. Н. опубликовал 233 работы, охватывающие широкий круг вопросов от экономических проблем до оленеводства, флоры, растительности и т. д.[1] Под его ре-

---

[1] Список работ В. Н. Андреева опубликован: 1) Бот. журн. Т. 63. № 2. С. 292—264; 2) Заслуженный деятель науки ЯАССР и РСФСР, лауреат Государственной премии СССР, доктор биологических наук, проф. В. Н. Андреев (библиографический указатель) / Составители А. А. Егорова, В. Н. Павлова. Якутск, 1987. 36 с.; 3) Бот. журн. Т. 73. № 10. С. 1495—1499.

дакцией выпущено около 50 монографий и сборников. После 1987 г. изданы 2 монографии и одна статья.[2] Статьи по вопросам тундроведения и северного оленеводства помещены в БСЭ (1954), в ряде обобщающих сводок, например в многотомном руководстве по изучению растительности на английском языке, издаваемом в Гааге (1977). В этих отраслях науки В. Н. был признанным мировым авторитетом. Он был избран членом-корреспондентом Ботанико-географического общества исследователей северного оленя и карибу, являлся почетным гражданином Аляски.

Вся научная деятельность В. Н. связана с практикой. Сочетание фундаментальных и прикладных исследований позволило ему издать «Рекомендации по рациональному использованию и охране оленьих пастбищ», которые отражают наиболее совершенную технологию ведения оленеводческого хозяйства.

В. Н. Андреевым внесен значительный вклад в организацию исследований производительных сил на Севере. На протяжении 5 лет он работал директором Нарьян-Марской сельскохозяйственной опытной станции и 17 лет бессменным заместителем директора по научной части НИСХ Крайнего Севера.

Последние годы жизни В. Н. посвятил Якутии, ставшей для него родной. Он много сил и энергии отдал обеспечению успешного развития научно-педагогического потенциала, подготовке научных кадров: 25 человек прошли под его руководством аспирантуру и докторантуру и успешно защитили диссертации. Многие годы он читал в Якутском государственном университете единственный в России курс тундроведения и являлся бессменным председателем ГЭК биолого-географического факультета. В. Н. занимал активную жизненную позицию: 21 год возглавлял Якутское отделение Всесоюзного ботанического общества, был членом совета ВБО, почетным членом ВБО, ректором народного университета охраны природы в Якутии, а также членом ряда комиссий и научных советов АН СССР и ВАСХНИЛ.

В. Н. Андрееву присуждена Государственная премия СССР за разработку рациональных приемов ведения оленеводства, а за участие в составлении обзорной геоботанической карты СССР — премия им. В. Л. Комарова АН СССР. Присвоены почетные звания Заслуженного деятеля науки ЯАССР и РСФСР. Его как человека и ученого отличала широта интересов и многогранность таланта: кропотливый исследователь, штурман-летнаб, картограф, географ, тундровед, выдающийся знаток северного оленеводства, эколог, знаток жизни и быта северных оленеводов, организатор науки, педагог и публицист. Во всех этих ипостасях главное — верность Северу, его заботам, его людям. Скончался В. Н. Андреев 29 сентября 1987 г.

В мае 2007 г. столетие В. Н. Андреева было отмечено торжественными мероприятиями в Якутске и в Санкт-Петербурге.

---

[2] Основные особенности растительного покрова Якутской АССР / В. Н. Андреев, Т. Ф. Галактионова, В. И. Перфильева, И. П. Щербаков. Якутск. 1987. 156 с.; Андреев В. Н., Галактионова Т. Ф. Продуктивность кормовых растений якутской тундры. Якутск, 1993. 120 с.; Андреев В. Н., Галактионова Т. Ф. Сезонная и погодовая динамика запаса надземной фитомассы растений в субарктической тундре // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. Биол. науки. Новосибирск, 1990. Вып. 1. С. 112—115.

ИНФОРМАЦИЯ

УДК 061.75(061.4) + 92(47 + 57) : 58

© Г. Н. Панкратова, О. А. Связева

АЛЕКСАНДР АЛЕКСАНДРОВИЧ ФЕДОРОВ
(выставка к столетию со дня рождения)

G. N. PANKRATOVA, O. A. SVJAZEVA. ALEKSANDR ALEKSANDROVICH FEDOROV (EXHIBITION TO HIS CENTENARY)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: binadmin@OK3277.spb.edu
Поступила 22.05.2007

7 декабря 2006 г. исполнилось 100 лет со дня рождения члена-корреспондента АН СССР, доктора биологических наук, профессора Александра Александровича Федорова. К этой дате в научной библиотеке Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН была подготовлена выставка, рассказывающая о научной и организационной деятельности одного из ведущих ботаников нашей страны второй половины XX в.

Почти 48 лет жизни А. А. были связаны с Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), в который он пришел в 1934 г. и где прошел путь от младшего научного сотрудника до директора крупнейшего ботанического учреждения СССР. Для поколения ботаников 1950—1980-х годов очень трудно представить себе БИН без А. А. С 1947 г. А. А. — заместитель директора по научной части, с мая 1962 г. — исполняющий обязанности директора, а с января 1963 до 1976 г. — директор БИН. На его долю выпали не только сложности послевоенного восстановления института и бесконечные повседневные заботы руководителя большого коллектива ученых, но и расцвет ботанических исследований, создание новых лабораторий, издание «Флоры СССР», многосерийных трудов института, монографий, геоботанических карт, справочников. На его же долю пришлись и торжественные, но очень ответственные события: 250-летие Ботанического института (1965) и XII Международный ботанический конгресс, проходивший в 1975 г. в Ленинграде. Однако среди массы бесконечных институтских дел и проблем А. А. частицу своей души, энергии и внимания уделял самому близкому для него подразделению БИН — отделу растительных ресурсов, который он возглавлял в течение 21 года. А. А. Федоров добился и создания первого в стране академического журнала « Растительные ресурсы», который он вел как ответственный редактор в течение 18 лет (1965—1982 гг.). Немало времени и сил требовала от него и координация ботанических исследований в стране: с 1964 г. А. А. возглавлял Научный совет АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительности мира».

И при всей огромной организаторской деятельности А. А. был в первую очередь крупнейшим ученым-ресурсоведом, увлеченным, пытливым, высоко эруди-

рованным морфологом. Он был инициатором многих научных исследований, руководителем аспирантов и соискателей, консультантом докторантов не только в нашей стране, но и за рубежом.

На защиту своей докторской диссертации на тему «Материалы к эволюции некоторых представителей семейства мимозовых (*Mimosaceae*)» А. А. летом 1943 г. прибыл с Ленинградского фронта, где воевал на подступах к городу на так называемом «Ораниенбаумском пятачке». Защита проходила в 1-м ЛМИ им. И. П. Павлова. По специальному ходатайству Академии наук СССР А. А. в начале 1944 г. был отозван с фронта для продолжения научной работы.

На выставке, прошедшей с 18 декабря 2006 г. по 26 января 2007 г., экспонировались многочисленные научные статьи А. А., посвященные вопросам морфологии и в особенности тератологии растений, хемосистематики, ресурсоведению и растительным ресурсам отдельных регионов. Были представлены и первые публикации о реликтовом характере пинежской флоры и распределении сорной растительности в посевах в Тверской губернии, написанные в соавторстве с Андреем Александровичем Федоровым в 1926, 1929 гг. Несколько статей посвящены растительным ресурсам Кавказа, в частности Талыша: пробковому дубу, мушмуле, пекану и др. К ресурсоведческим можно отнести и статьи о яблоне в Киргизии и об экзотах Ленкорани. Однако огромнейшее место в публикациях А. А. отведено развитию ботанического ресурсоведения как науки, его теоретическим основам, задачам, достижениям и перспективам дальнейших исследований.

Особое значение А. А. придавал разработке единых методов изучения сырьевых растений и учета запасов сырья. На выставке можно было видеть книгу «Методика полевого исследования сырьевых растений», изданную в 1948 г., в которой А. А. — автор и соавтор 10 разделов. Одним из интереснейших разделов, написанных А. А. в соавторстве с М. М. Ильиным и П. К. Красильниковым, является «Картирование сырьевых растений и сырьевых ресурсов» с многочисленными схематическими картами, составленными А. А. и П. К. С этой работой перекликается и напечатанная годом раньше в Ботаническом журнале статья А. А. «О методах графического изображения растительного покрова», проиллюстрированная автором. Будучи прекрасным графиком, А. А. все свои работы иллюстрировал сам: его тщательно выполненные, четкие и ботанически точные рисунки и схемы можно видеть не только в статьях, но и в 5 томах «Атласа по описательной морфологии высших растений», одним из инициаторов создания и соавтором которого он был.

Один из разделов выставки был посвящен экспедиционным поездкам А. А. : Копетдаг и Тянь-Шань, Саяны и Китай... Вниманию посетителей выставки предлагались не только научные отчеты об экспедициях с участием А. А., но и книга «Два года в Саянах» (1951), написанная в соавторстве с Ан. А. Федоровым и рассказывающая об экспедиционной жизни, о трудностях и радостях этого события. Эта книга — почти дневниковой формы повествование о двух путешествиях сотрудников БИН в малодоступные районы Центральных Саян в 1948 и 1949 гг. А. А. прекрасно чувствовал красоту природы, с особой любовью относился к миру растений и животных. В книге много поэтически описанных горных пейзажей Саян. На фотографиях в этом разделе выставки А. А. запечатлен то в роли «холодного» сапожника в полевых условиях, то в роли «брадобрея», то с маленькой обезьянкой на руках в Китае. Завершает экспедиционную тему выставки не лишенное юмора стихотворение — практическая рекомендация А. А. «Как обеспечить успех экспедиции»:

В экспедиции научной есть начальник, есть завхоз,
Есть работники науки, есть шофер и есть обоз.
Самый главный, самый первый, в экспедиции — шофер.

Не захочет он поехать, вся работа — сущий вздор!
Чтобы дело закипело, чтоб работа гладко шла,
Надо, чтоб автомашина на ходу всегда была...

Особое внимание на выставке было обращено на дар А. А., как тонкого и вдумчивого наблюдателя-натуралиста, анализирующего события, казалось бы, не относящиеся к его непосредственной научной работе. Возможно, мало кому известны его статьи, опубликованные в журнале «Природа»: «Несколько слов о перелете журавлей через Туркестанский хребет» (1940) и «К биологии горной куропатки Копет-Дага» (1949). Последняя статья явилась результатом наблюдений во время экспедиции 1940 г. и касается взаимосвязи отдельных элементов биоценоза: растения—птицы. Интересно, что многие случаи аномалий в жизни растений были подмечены, а затем детально изучены и описаны на примере растений коллекции парка и оранжерей БИН (ольха камчатская, подорожник, жимолость Альберта, каулифлория у эрики древовидной и др.). Многими своими наблюдениями, а иногда и фотографиями аномалий А. А. делился с сотрудниками института, для которых эти явления представляли наибольший интерес.

Экспонировались на выставке и «официальные» статьи, касающиеся работы БИН: о состоянии и перспективах развития ботаники в институте, об участии БИН на ВДНХ, в проектировании Главного ботанического сада АН СССР в Москве (1945), о юбилейной сессии Академии наук СССР в Ленинграде (1945), а также 2 статьи, посвященные 250-летнему юбилею БИН.

Завершали выставку некоторые из монографий, вышедшие под редакцией А. А., в том числе «Жизнь растений», избранные персоналии и рецензии, а также первый том издания «Растительные ресурсы СССР» (1984), который ему уже не суждено было увидеть (А. А. скончался в 1982 г.).

Были представлены на выставке и сочинения А. А., несколько иного, не научного, плана, но отражающие жизнь научного мира, и в частности БИН. Это стихи «Похвала науке», «О пользе путешествий» и созданный в 1964 г. известный в те годы среди систематиков института иронично-дружелюбный и остроумно составленный «Краткий определитель авторов „Флоры СССР"». В предисловии к последнему А. А. пишет: «Решением одного из очередных координационных совещаний было признано полезным составлять разного рода определители. Полностью разделяя эту плодотворную мысль, мы задались целью составить определитель авторов „Флоры СССР", имея в виду тот жгучий интерес к ним, который несомненно возникнет у потомков. В определитель вошли наиболее заметные виды из числа здравствующих авторов. ... Ключ для определения составлен по дихотомической системе, принятой во „Флоре СССР". Разумеется, все несообразности его нами бережно скопированы».

Выставка была иллюстрирована большим числом фотографий, которые любезно предоставили библиотеке Отдел растительных ресурсов (Л. И. Медведева) и Музей БИН (Е. Р. Мохов). Великолепные портреты, экспедиционные фотографии и фотографии различных юбилейных торжеств дополнили рассказ об отзывчивом, добром, очень скромном и трудолюбивом человеке — Александре Александровиче Федорове.

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА». Т. 92. 2007 г.

Обзорные статьи

Оригинальные статьи

Сообщения

Систематические обзоры и новые таксоны

Флористические находки

Коллекции

Методика ботанических исследований

Охрана растительного мира

Числа хромосом

История науки

Юбилеи и даты

Потери науки

Критика и библиография

Информация

Хроника

В Русском ботаническом обществе

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2007. VOL. 92. N 12)

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2007. Т. 92. № 12)

Стр.

Вниманию Авторов!

О конкурсе на соискание премии имени В. Л. Комарова в 2008 г.

Российская академия наук объявляет конкурс на соискание премии им. В. Л. Комарова за лучшие работы в области ботаники, систематики, анатомии и морфологии растений, ботанической географии и палеоботаники.

Срок представления работ — **до 13 июля 2008 г.**

Премия присуждается за отдельные лучшие научные работы, а также серии научных работ по единой тематике. Могут быть представлены работы, как правило, отдельных авторов. При представлении коллективных работ выдвигаются лишь ведущие авторы, причем не более трех человек. Права на выдвижение кандидатов на премию предоставляются:

а) академикам и членам-корреспондентам Российской академии наук;

б) научным учреждениям, высшим учебным заведениям;

в) научным советам Российской академии наук и других ведомств по важнейшим проблемам науки;

г) научным обществам.

Организации или отдельные лица, выдвинувшие кандидата на соискание премии, обязаны не позднее чем за 3 месяца до даты присуждения премии (а лучше раньше!) представить в Российскую академию наук (117901 ГСП, Москва В-71, Ленинский пр., 14) с надписью «На соискание премии имени В. Л. Комаров» следующее:

а) мотивированное представление, включающее в себя научную характеристику работы, ее значение для науки и народного хозяйства;

б) опубликованную работу (или серию работ) в 3 экземплярах;

в) сведения об авторе (перечень основных научных работ, место работы и занимаемая должность, домашний адрес).

Работы, ранее удостоенные государственных премий, а также именных государственных премий, на соискание премии им. В. Л. Комарова не принимаются (подтвердить это соответствующей справкой).

ДЛЯ ЗАМЕТОК

Уважаемые подписчики журналов издательства «Наука»!

Подписка на академические журналы издательства «Наука» в I полугодии 2008 г. будет проводиться по той же схеме, по которой она велась во II полугодии 2007 г., — по ценам Объединенного Каталога Прессы России «Подписка-2008» (т. 1) в отделениях связи, а также по специальным (сниженным) ценам.

Специальные (сниженные) цены предоставляются государственным научно-исследовательским организациям Российской академии наук, а также их сотрудникам. В связи с недостаточностью бюджетного финансирования подписка для других учреждений и их специалистов будет осуществляться на общих основаниях.

Индивидуальные подписчики академических организаций смогут оформить подписку по специальным ценам, предъявив служебное удостоверение. Лица, желающие получать подписные издания непосредственно на свои почтовые адреса, а также иногородние подписчики смогут оформить ее по специальным заявкам. Индивидуальная подписка по-прежнему будет проводиться по принципу «Один специалист — одна подписка».

Коллективные подписчики академических организаций, перечисленные выше, для оформления своего заказа должны будут направить в издательство «Наука» надлежаще оформленные бланк-заказы. При положительном рассмотрении полученных заявок оплата производится через отделения банка или почтовым переводом на основании полученного подписчиками счета ЗАО «Агентство по распространению средств массовой информации» (АРСМИ).

Учреждения РАН, специализирующиеся на комплектовании научных библиотек академических организаций (БАН, БЕН), могут осуществить подписку, как и прежде, непосредственно в издательстве, предварительно согласовав с ним список пользующихся их услугами организаций и количество льготных подписок.

Лицам и организациям, сохранившим право подписки по специальным ценам, достаточно будет при оформлении подписки на I полугодие 2008 г. лишь подтвердить заказ, указав в письме номер своего кода, присвоенного АРСМИ при предыдущем оформлении подписки.

Бланки заказов как коллективных, так и индивидуальных подписчиков будут приниматься только с печатью организации (оттиск должен быть четким и читаемым).

Убедительно просим всех индивидуальных и коллективных подписчиков журналов издательства «Наука», имеющих право на подписку по специальным ценам, заблаговременно направлять свои заказы и письма по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90, комн. 430, факсы: 334-76-50, 420-22-20 или электронный адрес: uvg@naukaran.ru

Поздно поданная заявка будет оформляться только с соответствующего месяца.

В конце этого номера журнала публикуются бланки заявок с указанием цены подписки, доставляемой по Вашему адресу.

Издательство «Наука»

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка, подписанная руководителем и заверенная печатью организации, направляется письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90.
Для ускорения обработки Вашего заказа высылайте копию заявки по факсу (495) 420-22-20 либо по электронной почте: irab@arsmi.ru

Заявка
на специальную подписку
на журналы издательства «Наука»
с доставкой по почте
через Агентство по распространению
средств массовой информации (АРСМИ)
в I полугодии 2008 года

Химические науки • Биологические науки • Журналы РАН общего содержания

Наименование организации (сокращенно и полностью) ______________________________

____

Местонахождение: почтовый индекс ____________ область (край, респ.) ______________________
город ______________________ ул. ______________________ дом ______ корп. ______________
код+тел. ______________________ факс ______________ e-mail ______________________
Полностью почтовый адрес организации для писем и бандеролей (если отличается от адреса местонахождения) ______________________________

____

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АРСМИ (если обращались ранее) ______________________
Просим оформить специальную адресную подписку на отмеченные ниже журналы:

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70008	Агрохимия	6								600	
70112	Биологические мембраны	3								800	
27233	Биология внутренних вод	2								700	
71151	Биология моря	3								800	
71150	Биоорганическая химия	6								800	
70054	Биохимия	6								800	
70056	Ботанический журнал	6								700	
70147	Вопросы ихтиологии	3								800	
70178	Высокомолекулярные соединения	6								800	
70211	Генетика	6								800	
70219	Геохимия	6								700	
70244	Доклады РАН	18								1200	
70284	Журнал аналитической химии	6								800	
70286	Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова	3								800	
70293	Журнал общей биологии	3								800	
70294	Журнал общей химии	6								800	
70292	Журнал неорганической химии	6								500	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70301	Журнал органической химии	6								800	
70296	Журнал прикладной химии	6								800	
70299	Журнал физической химии	6								800	
70302	Журнал эволюционной биохимии и физиологии	3								800	
70333	Зоологический журнал	6								700	
70350	Известия РАН. Серия биологическая	3								800	
70430	Кинетика и катализ	3								800	
18970	Книга. Исследования и материалы	2								200	
70438	Коллоидный журнал	3								800	
71057	Координационная химия	6								800	
70495	Лесоведение	3								700	
70561	Микология и фитопатология	3								700	
70540	Микробиология	3								800	
70562	Молекулярная биология	3								900	
88744	Нейрохимия	2								800	
70359	Неорганические материалы	6								800	
70617	Нефтехимия	3								800	
70669	Океанология	3								950	
70676	Онтогенез	3								600	
70690	Палеонтологический журнал	3								800	
70743	Паразитология	3								600	
70701	Почвоведение	6								700	
70740	Прикладная биохимия и микробиология	3								800	
70773	Радиационная биология. Радиоэкология	3								800	
70777	Радиохимия	3								800	
70786	Растительные ресурсы	2								800	
71024	Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова	6								800	
70810	Сенсорные системы	2								600	
18969	Средние века	2								200	
70981	Теоретические основы химической технологии	3								800	
71003	Успехи современной биологии	3								600	
71007	Успехи физиологических наук	2								800	
71025	Физиология растений	3								800	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
71152	Физиология человека	3								800	
71068	Химическая физика	6								700	
71051	Химия высоких энергий	3								700	
71052	Химия твердого топлива	3								800	
71063	Цитология	6								600	
71113	Электрохимия	6								800	
71110	Энтомологическое обозрение	2								900	

ВСЕГО заказано журналов на сумму: ______________________________

(*прописью*)

____

НДС не облагается. (В случае введения НДС на научную периодику издательство будет вынуждено провести соответствующую корректировку на подписную цену). Оплату гарантируем на расчетный счет ЗАО «Агентство по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в течение 5 банковских дней после получения счета.

____

ДИРЕКТОР ОРГАНИЗАЦИИ

ГЛАВНЫЙ БУХГАЛТЕР М. П.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится только после получения счета от ЗАО «АРСМИ». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения подписных заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный Организацией в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АРСМИ по адресу: 127220 Москва, а/я 48; тел. (495) 105-56-84, 105-56-85, факс (495)257-40-75, e-mail: irab@arsmi.ru

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка, подписанная руководителем и заверенная печатью организации, направляется письмом
в издательство «Наука» по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90.
Для ускорения обработки Вашего заказа высылайте копию заявки по факсу (495) 420-22-20
либо по электронной почте: irab@arsmi.ru

Заявка
на специальную подписку
на журналы издательства «Наука»
с доставкой по почте
через Агентство по распространению
средств массовой информации (АРСМИ)
в I полугодии 2008 года

Физика. Математика. Астрономия • Геология. Технические науки. • Географические науки • Журналы РАН общего содержания

Наименование организации (сокращенно и полностью) ______________________________
____
Местонахождение: почтовый индекс______________ область (край, респ.) ______________
город______________________ул.___________________дом _____корп. ______________
код+тел.______________________ факс ______________ e-mail ______________________
Полностью почтовый адрес организации для писем и бандеролей (если отличается от адреса местонахождения) ____
____

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АРСМИ (если обращались ранее) ______________
Просим оформить специальную адресную подписку на отмеченные ниже журналы:

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70001	Автоматика и телемеханика	6								800	
70010	Акустический журнал	3								800	
70237	Алгебра и анализ	3								800	
70030	Астрономический вестник	3								600	
70024	Астрономический журнал	3								800	
70053	Биофизика	3								800	
70134	Водные ресурсы	3								800	
70162	Вулканология и сейсмология	3								700	
70217	Геология рудных месторождений	3								800	
70218	Геомагнетизм и аэрономия	3								800	
70215	Геоморфология	2								700	
70228	Геотектоника	3								800	
70393	Геоэкология. Инженерная геология, гидрогеология, геокриология	3								800	
70253	Дефектоскопия	6								600	
70239	Дискретная математика	2								500	
70244	Доклады РАН	18								1200	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70287	Журнал вычислительной математики и математической физики	6								500	
70298	Журнал технической физики	6								800	
70303	Журнал экспериментальной и теоретической физики	6								900	
64235	Вестник Южного научного центра РАН	2								200	
70324	Записки Российского минералогического общества	3								800	
70335	Защита металлов	3								700	
70406	Известия РАН. Механика жидкости и газа	3								800	
70408	Известия РАН. Механика твердого тела	3								800	
70351	Известия РАН. Серия географическая	3								800	
70355	Известия РАН. Серия математическая	3								700	
70356	Известия РАН. Серия физическая	6								800	
70405	Известия РАН. Теория и системы управления	3								800	
70360	Известия РАН. Физика атмосферы и океана	3								800	
70407	Известия РАН. Энергетика	3								800	
70363	Известия русского географического общества	3								600	
70420	Исследования Земли из космоса	3								800	
70459	Космические исследования	3								800	
70447	Кристаллография	3								900	
70493	Литология и полезные ископаемые	3								700	
70560	Математические заметки	6								400	
70512	Математический сборник	6								500	
70502	Математическое моделирование	6								600	
70571	Микроэлектроника	3								600	
70670	Оптика и спектроскопия	6								800	
70642	Петрология	3								700	
70760	Письма в «Астрономический журнал»	6								600	
70768	Письма в «Журнал технической физики»	12								800 (за месяц)	
70304	Письма в «Журнал экспериментальной и теоретической физики»	6								800	
70748	Поверхность. Рентгеновские, синхротронные и нейронные исследования	6								700	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70706	Прикладная математика и механика	3								900	
70556	Проблемы машиностроения и надежности машин	3								600	
70741	Проблемы передачи информации	2								600	
70776	Радиотехника и электроника	6								800	
70797	Расплавы	3								600	
73390	Стратиграфия. Геологическая корреляция	3								700	
70982	Теоретическая и математическая физика	6								500	
18968	Труды математического института им. В. А. Стеклова	2								200	
70965	Теория вероятностей и ее применения	2								700	
70967	Теплофизика высоких температур	3								800	
71002	Успехи математических наук	3								600	
70361	Физика Земли	6								800	
71034	Физика и техника полупроводников	6								800	
71059	Физика и химия стекла	3								800	
71033	Физика металлов и металловедение	6								700	
71058	Физика плазмы	6								800	
71023	Физика твердого тела	6								800	
71036	Функциональный анализ и его приложения	2								500	
71140	Ядерная физика	6								800	

ВСЕГО заказано журналов на сумму:

(*прописью*)

НДС не облагается. (В случае введения НДС на научную периодику издательство будет вынуждено провести соответствующую корректировку на подписную цену). Оплату гарантируем на расчетный счет ЗАО «Агентство по распространению средств массовой информации» (АРСМИ) в течение 5 банковских дней после получения счета.

ДИРЕКТОР ОРГАНИЗАЦИИ

ГЛАВНЫЙ БУХГАЛТЕР М. П.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится только после получения счета от ЗАО «АРСМИ». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения подписных заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный Организацией в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АРСМИ по адресу: 127220 Москва, а/я 48; тел. (495) 105-56-84, 105-56-85, факс (495)257-40-75, e-mail: irab@arsmi.ru

Заявка индивидуального подписчика
на специальную подписку на журналы издательства «Наука» в I полугодии 2008 г. с доставкой по почте через Агентство по распространению средств массовой информации (АРСМИ) ______

Ф.И.О. (полностью) ______
Место работы и должность ______
Полный почтовый адрес ______
телефон ______ e-mail ______

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АРСМИ (если обращались ранее) ______

Индекс	Наименование журналов	На 2007 год по месяцам (отметьте крестиком)						Кол-во комплек-тов	Итого: сумма в рублях
		январь	февраль	март	апрель	май	июнь		
								1	
								1	
								1	
								1	
								1	
								1	

М. П.

Заполните заявку (копию заявки) и отправьте письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90 или по факсу (495) 420-22-20, 334-76-50. Информацию о ценах можно узнать в заявках на специальную подписку, разосланную в организации, или по телефону для справок: (495) 334–74–50 и 105-56-84, 105-56-85, или электронный адрес: irab@arsmi.ru.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится через отделение банка или почтовым переводом только после получения подписчиком счета с банковскими реквизитами от ЗАО «Агентство по распространению средств массовой информации (АРСМИ) — официального распространителя изданий издательства «НАУКА». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АРСМИ по адресу: 127220 Москва, а/я 48; тел. (495) 105-56-84, ЗАО «АРСМИ», 105-56-85, факс (495)257-40-75, e-mail: irab@arsmi.ru

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 12. 1793—1992.